

MEJORAMIENTO POBLACIONAL,
UNA ALTERNATIVA PARA EXPLORAR
LOS RECURSOS GENÉTICOS DEL
ARROZ EN AMÉRICA LATINA

Editor: Elcio P. Guimarães



Mejoramiento Poblacional, una Alternativa para Explorar los Recursos Genéticos del Arroz en América Latina

Editor: Elcio P. Guimarães



FUNDACIÓN PARA LA INVESTIGACIÓN AGRÍCOLA

2003

Centro Internacional de Agricultura Tropical - CIAT
Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour
le développement - Département des cultures annuelles - CIRAD-CA
Apartado Aéreo 6713
Cali, Colombia
Tel: (57-2) 445 0000
Fax: (57-2) 445 0094
Correos electrónicos Proyecto Arroz: ciat-rice@cgiar.org y calim@cirad.fr

Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - Embrapa Arroz e Feijão
Rod. Goiânia Nova Veneza, Km 12
75375-000 San Antônio de Goiás, GO - Brasil
Tel: (55-62) 533 2115
Fax: (55-62) 533 2100
Correo electrónico: sac@cnpaf.embrapa.br

Producción
Nelly Manosalva de Nivia - Cali, Colombia

Diseño de Carátula
Rogelio Chovet - Fundación Polar / Caracas, Venezuela

Publicación CIAT No. 337
ISBN 958-694-061-9
Tiraje: 500 ejemplares
Impreso en Colombia
Octubre 2003

Mejoramiento poblacional, una alternativa para explorar los recursos genéticos del arroz
en América Latina / editor. Elcio P. Guimarães. Cali, Colombia: Centro Internacional de
Agricultura Tropical (CIAT), 2003.
374 p. — (Publicación CIAT no. 337)
ISBN 958-694-061-9

1. *Oryza sativa*. 2. Arroz irrigado. 3. Arroz de secano. 4. Fitomejoramiento. 5. Recursos
genéticos vegetales. 6. Selección recurrente. 7. Variación genética. 8. *Rhizoctonia solani*. 9.
Pyricularia. 10. Resistencia a la enfermedad. 11. Rendimiento. 12. Marcadores genéticos. 13.
Sabanas. 14. Suelo ácido. 15. América Latina. 16. Caribe.

Clasificación LC.: SB 191 .R5 M456

Categoría de Materia AGRIS: F30 Genética y Fitomejoramiento.

Elcio P. Guimarães, Investigador de Embrapa Arroz e Feijão, actualmente en la Organización de las
Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación - FAO, Senior Officer Cereal/Crops Breeding,
Viale delle Terme di Caracalla, 00100 Roma, Italia.
Correo electrónico: elcio.guimaraes@fao.org

CONTENIDO

	Página
Prefacio	viii

PARTE I

HERRAMIENTAS

Capítulo

1	Exploración de los Recursos Genéticos del Arroz a través del Mejoramiento Poblacional <i>Elcio Perpétuo Guimarães y Marc Châtel</i>	3
2	Promedio y Variabilidad Genética en Selección Recurrente <i>Orlando Peixoto de Moraes</i>	19
3	Indice de Selección en Programas de Mejoramiento Poblacional <i>Isaias Olivio Geraldi</i>	37
4	Uso de Marcadores Moleculares para el Manejo de Poblaciones de Arroz Mejoradas Mediante Selección Recurrente <i>Brigitte Courtois, Denis Filloux, Nourollah Ahmadi, Jean-Louis Noyer, Claire Billot y Elcio Perpétuo Guimarães</i>	53
5	Marcadores Moleculares como Herramientas para el Mejoramiento Poblacional en Arroz <i>Catalina Ramis, Ana Claudia de Carvalho Badan, Antonio Díaz y Carlos Eduardo Gamboa</i>	77
6	Mejoramiento Poblacional Participativo del Arroz: Nueva Metodología Adaptada a las Necesidades de los Pequeños Productores de América Central y el Caribe <i>Gilles Trouche</i>	99

PARTE II

AVANCES

Capítulo	Página
7 Exploración de los Recursos Genéticos del Arroz en Argentina a través del Mejoramiento Poblacional <i>María Antonia Marassi, Juan Eduardo Marassi, Marc Châtel y Yolima Ospina</i>	119
8 Mejoramiento de Poblaciones de Arroz de Riego para Clima Templado en Chile <i>Santiago Hernaiz, José Roberto Alvarado, Marc Châtel, Dalma Castillo y Yolima Ospina</i>	135
9 Avances en el Mejoramiento Poblacional del Arroz de Riego en Brasil <i>Paulo Hideo Nakano Rangel, Antônio Carlos C. Cordeiro, Claudio Brondani, Rosana P. Vianello Brondani, Sérgio Iraçu Gindri Lopes, Orlando Peixoto de Moraes, Moacir Schiocchet, Satoru Yokoyama, Richard Bacha y Takazi Ishiy</i>	151
10 Avances en el Programa de Mejoramiento Poblacional a través de Selección Recurrente en Venezuela <i>Carlos Eduardo Gamboa, Eduardo José Graterol, Ramiro de la Cruz y Yorman Jayaro</i>	199
11 Bases para el Uso del Mejoramiento Poblacional del Arroz en Cuba <i>René Pérez Polanco, Marc Châtel y Elcio Perpétuo Guimarães</i>	219
12 Mejoramiento Poblacional del Arroz en Bolivia <i>Roger Taboada Paniagua, René Guzmán Arnez, Juana Viruez Justiniano y Tadao Kon</i>	235

13	Mejoramiento Poblacional y Obtención de Líneas de Arroz para el Ecosistema de Sabana: Proyecto CIAT/CIRAD <i>Marc Châtel, Yolima Ospina, Francisco Rodriguez y Victor Hugo Lozano</i>	251
14	Creación de una Población de Arroz Resistente a <i>Rhizoctonia solani</i> Khün <i>Nelly Delgado y Humberto Rodríguez</i>	271

PARTE III

TESIS

15	Progreso Genético para Calidad de Grano de Arroz (<i>Oryza sativa</i> L.) mediante Selección Recurrente <i>César Pompilio Martínez, Silvio James Carabalí, Jaime Borrero, Myriam Cristina Duque y James Silva</i>	295
16	Ganancia Genética para Resistencia a Piricularia en una Población de Arroz <i>Ana Claudia de Carvalho Badan y Elcio Perpétuo Guimarães</i>	319
17	Efectos de la Selección y de las Recombinaciones en una Población de Arroz de Secano <i>Yolima Ospina, Elcio Perpétuo Guimarães, Marc Châtel y Myriam Cristina Duque</i>	355

PREFACIO

Esta publicación es la tercera de una serie que se dedica a documentar los avances en la utilización de los recursos genéticos del arroz de las instituciones latinoamericanas a través del método de mejoramiento poblacional. Hemos acompañado muy de cerca la evolución de las actividades que ese grupo ha llevado a cabo mediante el arduo trabajo y la dedicación de sus investigadores. En sus inicios, a mitad de los años 90, veíamos un grupo que buscaba nuevas alternativas para contrarrestar algunos de los problemas del desarrollo de nuevas variedades de arroz. Nos referimos por ejemplo, al limitado progreso genético para algunas características cuantitativas como el rendimiento de grano; a la poca utilización del inmenso recurso genético disponible en el cultivo que hacía que las variedades liberadas a nivel comercial tuvieran una base genética muy estrecha y, a las alteraciones en el escenario internacional que aportaron nuevos elementos al libre intercambio de germoplasma, dejando casi al margen de los avances a los países que no poseían programas de cruzamientos para generar variabilidad genética para selección. Podrían mencionarse

aquí otros factores, pero creemos que estos fueron los más relevantes para estimular al grupo a buscar nuevos caminos.

Con el apoyo del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), en Cali, Colombia, de la "Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária" (Embrapa Arroz e Feijão), en Goiânia, Brasil, y del "Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement" (CIRAD), en Montpellier, Francia, un grupo de países integrado por Argentina, Bolivia, Brasil, Chile, Colombia, Cuba, El Salvador, Venezuela y Uruguay inició en 1996 su recorrido por el conocimiento y la utilización del método de mejoramiento poblacional en arroz, a través de la selección recurrente. Como es de conocimiento general, esa metodología se desarrolló para los cultivos alógamos y tuvo que adaptarse al arroz, una cultura de auto reproducción, mediante el empleo de un gen recesivo de androesterilidad genética.

En las primeras etapas se discutió cómo se podría utilizar el método para mejorar el cultivo del arroz, concentrando la labor en sus ventajas y desventajas en comparación con los métodos más tradicionales empleados para mejorar el arroz en el

mundo. Una vez tomada la decisión de optar por esa metodología como estrategia adicional a las utilizadas por los países para explorar los recursos genéticos disponibles en el cultivo, se pasó a la etapa de evaluar las poblaciones que las instituciones ya mencionadas habían generado en sus actividades de investigación en el área del mejoramiento.

El mayor uso de los recursos genéticos pasó a ser realidad en los países cuando estos pasaron a desarrollar sus propias poblaciones con base en las ya existentes creadas por CIAT, EMBRAPA o CIRAD, o cuando comenzaron a estudiar los progenitores locales para crear poblaciones locales a través de cruces y ciclos de recombinación.

Al comparar el manejo de las poblaciones de amplia base genética con los cruces y los progenitores que utilizaban los programas nacionales, se pasó a la etapa de utilización del mejoramiento poblacional. Algunos programas nacionales optaron por utilizar la selección masal para mejorar el nivel general de las poblaciones y fijar caracteres que no eran de interés y que fueran variables. Otros buscaron realizar evaluaciones en la segunda generación de autofecundación ($S_{0.2}$), y otros decidieron efectuar más de una evaluación y comenzar en la generación de mayor segregación (S_0), y en seguida

avanzar el material para volver a seleccionarlo en la $S_{0.2}$. Tales enfoques y variantes metodológicas indican que rápidamente los países se adueñaron de la idea y de los materiales y se encaminaron de manera segura a la obtención de los objetivos específicos de cada programa.

Esta publicación tiene en sus capítulos iniciales información que permite a los que trabajan con el mejoramiento poblacional en arroz conocer alternativas para incrementar la eficiencia de sus procesos de evaluación, selección y recombinación, incluyendo el uso de herramientas biotecnológicas. Los capítulos centrales están dedicados a los avances logrados por los países. La publicación termina con la presentación de algunos trabajos específicos que sirvieron como temas de tesis presentados en Universidades de Colombia y de Brasil.

La Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO) está promocionando el uso sostenible de los Recursos Fitogenéticos, en el contexto del Tratado Internacional sobre los Recursos Genéticos para la Alimentación y la Agricultura. La promoción de la ampliación de la base genética de los cultivos es una de las actividades descritas en el Artículo 6 de ese Tratado Internacional. La FAO apoya y sigue de cerca toda y cualquier

actividad relacionada con el tema y por eso está asociada a esta publicación.

No podemos concluir este prefacio sin destacar dos aspectos que marcaron este trabajo. El primero se refiere al lanzamiento en Brasil de la primera variedad para condiciones de arroz de riego, originaria de una población mejorada a través de esa metodología y a las dos variedades que próximamente se liberarán en Bolivia y Chile a partir de poblaciones sometidas al proceso de mejoramiento poblacional. El segundo aspecto se refiere a la importancia dada por los países al uso de los recursos genéticos a través del mejoramiento poblacional: para ninguna de las actividades de los programas nacionales involucrados en ese grupo de países hubo financiación externa y fue necesario obtener los

recursos a través de ajustes del portafolio de investigaciones de los propios programas nacionales.

Para terminar, hacemos llegar nuestra gratitud a todos los que están y estuvieron involucrados en esa idea. Enviamos además palabras de reconocimiento a las instituciones nacionales que nos apoyaron y nos siguen apoyando, resaltando además que son ellas las responsables de llevar a los agricultores el resultado de ese trabajo. Por último un mensaje pidiendo apoyo a la comunidad internacional que hoy en día tanto busca estimular el más eficiente uso de los recursos genéticos de los cultivos. Este trabajo es una muestra de cómo puede hacerse esto. Esta tecnología está lista para transferirse a cualquier otra región productora de arroz para contribuir así a la seguridad mundial alimentaria.

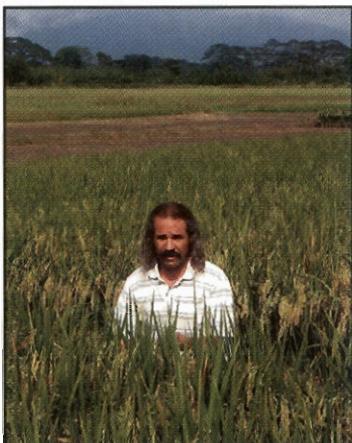
Elcio Perpétuo Guimarães
Organización de las Naciones
Unidas para la Agricultura y la
Alimentación (FAO)

Marc Châtel
Centre de coopération
internationale en recherche
agronomique pour le
développement—Département
des cultures annuelles”
(CIRAD-CA)

PARTE I

HERRAMIENTAS

CAPÍTULO 1



Exploración de los Recursos Genéticos del Arroz a través del Mejoramiento Poblacional

Elcio Perpétuo Guimarães

Elcio Perpétuo Guimarães¹

Marc Châtel²

1. Investigador de "Embrapa Arroz e Feijão", actualmente en la "Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación" (FAO), Senior Officer Cereal/Crops Breeding, Viale delle Terme di Caracalla, 00100 Roma, Italia.

Correo electrónico: elcio.guimaraes@fao.org

2. Fitomejorador de arroz del "Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement—Département des cultures annuelles" (CIRAD-CA) en el proyecto arroz CIRAD/CIAT, A. A. 6713, Cali, Colombia.

Correo electrónico: m.chatel@cgiar.org

Contenido

Resumen

Abstract

Introducción

Introgresión de genes de resistencia

Nuevas combinaciones genéticas para la obtención de variedades

Híbridos de arroz

Mejoramiento poblacional

- Progresos obtenidos con la metodología
- Ajustes metodológicos

Comentarios finales

Agradecimientos

Referencias

RESUMEN

El arroz (*Oryza sativa* L.) es quizás uno de los cultivos en el cual el fitomejorador posee las más diversas alternativas para explorar los recursos genéticos disponibles en el género. Se encuentran disponibles los recursos genéticos de la especie cultivada en los diferentes ecosistemas y el conocimiento de su clasificación en grupos genéticos. Así mismo están a disposición de los fitomejoradores la especie africana (*Oryza glaberrima*) y las varias especies silvestres. Esta gran variabilidad intra e inter-específica se utiliza a través de los métodos convencionales de mejoramiento de los cultivos autógamos, con la posibilidad adicional de producir híbridos y mejorar poblaciones de amplia base genética. Este capítulo presenta una visión general de cómo los fitomejoradores latinoamericanos buscan explorar los recursos genéticos del arroz para desarrollar variedades, con énfasis en la utilización del mejoramiento poblacional. La búsqueda de genes de resistencia a enfermedades y plagas; la de un nuevo tipo de planta ideal y la de producción de híbridos se menciona como estrategia para incrementar los rendimientos de grano y el uso de los recursos genéticos. Se describen de manera breve los logros de los países que utilizan el mejoramiento poblacional (estos aparecen detallados en varios capítulos de esta publicación). Cabe resaltar el lanzamiento comercial en Brasil, de la variedad comercial SCSBRS 113 – TioTaka, primera de arroz de riego obtenida de una línea derivada de una población de amplia base genética mejorada por selección recurrente. El capítulo concluye con una recomendación para que se realicen ajustes en la metodología de evaluación en el mejoramiento poblacional, en especial, para el carácter rendimiento de grano.

EXPLOITING THE GENETIC RESOURCES OF RICE THROUGH POPULATION IMPROVEMENT

ABSTRACT

With the crop rice (*Oryza sativa* L.), breeders probably have the widest range of choices for exploiting the genetic resources available in the genus. They have access not only to the crop's genetic resources as found in different ecosystems, but also to the knowledge base of its classification among genetic groups. Hence, breeders can also use the African *Oryza glaberrima* Steud. and various wild species. Such broad inter- and intra-species variability is used in conventional breeding methods for self-pollinating crops, with the additional possibilities of producing hybrids and improving broad genetic base populations. This chapter presents a general view of how Latin American breeders seek to exploit rice genetic resources to develop varieties, emphasizing population improvement. The search for genes for resistance to diseases and pests, a new ideal plant type and hybrids is discussed as a strategy to increase grain yield and use genetic resources more effectively. We briefly describe the achievements of various countries using population improvement, already presented in detail in several chapters of this volume. We highlight the commercial release in Brazil of cultivar SCSBRS 113 – Tio Taka, the first irrigated rice variety to be obtained from a line derived from a broad genetic base population improved through recurrent selection. We conclude by recommending modifications to the evaluation methodology for population improvement, particularly for the trait grain yield.

INTRODUCCIÓN

En su Trigésima Primera Sección, en noviembre del 2001, después de siete años y medio de discusiones y negociaciones entre los 164 países miembros de la "Comisión en Recursos Fitogenéticos para la Alimentación y la Agricultura", la Conferencia de la FAO aprobó el "Tratado Internacional sobre los Recursos Fitogenéticos para la Alimentación y la Agricultura" (TI). Hasta el cinco de noviembre del 2002 la Comunidad Europea y 77 países ya habían firmado el TI y, en la misma fecha, nueve lo habían ratificado. Este entrará en vigencia noventa días después de que se obtenga la ratificación de 40.

Este TI es de vital importancia para el tema de la conservación y utilización sostenible de los Recursos Fitogenéticos para la Alimentación y la Agricultura (RFAA) en el mundo, pues es el documento de las directrices para el intercambio de germoplasma, la distribución justa y equitativa de los beneficios derivados del uso de este germoplasma, y las prioridades de trabajo de estas áreas (FAO, 2001). Es válido anotar que el TI se aplica a todos los RFAA y que incluye provisiones específicas para el acceso multilateral y la distribución de beneficios para los cultivos más importantes, incluyendo el arroz. Esto evita a

los fitomejoradores realizar contactos para tener acceso a muestras de recursos genéticos de arroz. Además, el TI establece provisiones sobre el uso de los recursos genéticos almacenados en los bancos de germoplasma de los centros internacionales del Grupo Consultivo para la Investigación Agrícola Internacional (CGIAR, de la sigla en inglés).

El Plan Global de Acción (GPA) es el documento que dirige las actividades para que los países lleven a cabo la plena implementación del TI. Este documento en sus Capítulos 9 a 14 describe las actividades relacionadas con el uso de los RFAA y en el Capítulo 10, de manera muy clara, menciona que el pre-mejoramiento y la ampliación de la base genética de los cultivos deben ser prioridades de los programas nacionales de mejoramiento genético (FAO, 1996).

Los fitomejoradores de arroz pueden considerarse privilegiados con respecto a las alternativas metodológicas que poseen para explorar los recursos genéticos disponibles en las 22 especies del género *Oryza* (Vaughan, 1994). Los dos ecotipos de la especie cultivada *Oryza sativa* L., en ocasiones denominados sub-especies *índica* y *japónica*, son autógamos, y por lo tanto su mejoramiento se ha caracterizado por la utilización de los métodos

comúnmente empleados para las plantas autógamas. La gran mayoría de las variedades cultivadas en las diferentes partes del mundo se produjeron a partir de variabilidad genética generada por combinaciones simples, triples o múltiples y el desarrollo de líneas vía el método del pedigree. El método masal o masal modificado ha tenido importancia en algunas condiciones específicas, al igual que los retrocruzamientos.

El nuevo tipo ideal de planta propuesto por Khush (1994) ha aportado al mejoramiento genético del arroz una nueva alternativa, no metodológica pero sí de ampliación de la exploración de las especies y de los ecotipos del cultivo. Su combinación con otras alternativas metodológicas como la producción de híbridos, por ejemplo, ha permitido obtener significativas ganancias en caracteres importantes como el rendimiento de grano.

En las últimas décadas la exploración de los recursos genéticos del arroz pasó a tener a su disposición la alternativa del desarrollo de híbridos. Aunque el método es limitado para algunos países, ha mostrado potencial, en particular en China (Yuan, 2002), y está en proceso de expansión en otras naciones asiáticas (Tran, 2002). El mejoramiento de poblaciones, un método típico de las especies alógamas, ahora es parte del portafolio de las alternativas de exploración de los

recursos genéticos del arroz, en particular en América Latina, con la creación de poblaciones y capacitación de científicos que han brindado el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), el “Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement” (CIRAD) y la “Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuaria” (Embrapa Arroz e Feijão), a mediados de la década de los 90.

Además de estas alternativas relacionadas con el uso de diferentes métodos de mejoramiento, el arroz es el cultivo modelo para estudios que involucran marcadores moleculares. El genoma del arroz ha sido uno de los más estudiados por científicos de diferentes partes del mundo. Goff *et al.* (2002) presentan la secuencia del genoma de las *japonicas* y Yu *et al.* (2002) el de las *Índicas*.

Según Brown y Brubaker (2002), el número de accesiones en los bancos de germoplasma ha crecido de forma continua, pero el uso y su mantenimiento son un problema. Al analizar las alternativas descritas —nuevo tipo ideal de plantas, híbridos, mejoramiento poblacional y herramientas biotecnológicas— se llega a la conclusión de que en las últimas décadas los fitomejoradores de arroz han sido en extremo creativos y que pueden considerarse modelo

para incrementar la exploración de los recursos genéticos disponibles en las especies del cultivo.

Para la creación de los híbridos, por ejemplo, se ha buscado la androesterilidad genético-citoplasmática en la especie *Oryza sativa L. f. spontanea*. Para ampliar la capacidad de cruzamientos y facilitar el proceso de producción de semillas híbridas, Taillebois y Guimaraes (1988) describen cómo emplearon la especie *Oryza longistaminata*. Moncada *et al.* (2001) han utilizado especies como *Oryza rufipogon* para incrementar el rendimiento de grano del cultivo en condiciones de tierras altas en América Latina. En China, Xiao *et al.* (1998) trabajaron con la especie *Oryza rufipogon* con el mismo objetivo y encontraron genes responsables del incremento del rendimiento de grano originarios de la especie silvestre. Brondani *et al.* (2002), en Brasil, están utilizando especies colectadas en el país (*Oryza glumaepatula*) para incrementar el rendimiento de grano de las variedades para el ecosistema de riego.

El mejoramiento poblacional ha permitido crear poblaciones donde se involucran variedades de diferentes orígenes y con posibles contenidos genéticos distintos. Algunos ejemplos de la variabilidad genética agrupada en las poblaciones disponibles por fitomejoradores de la región son:

- Población PQUI-1, creada en Chile y que combina germoplasma europeo (Francia e Italia) con norteamericano y chileno (Hernaiz-L. *et al.*, 2000).
- La PCT-11, desarrollada en Colombia, que combina líneas africanas, europeas y brasileñas de las sub-especies *índicas* y *japónicas* (Ospina *et al.*, 2000).
- La GPCT-9, creada por el CIAT y el CIRAD, que combina variedades comerciales y líneas de varios países de América Latina y de Asia (Martínez *et al.*, 1997).

Este capítulo presenta una visión general de cómo los fitomejoradores latinoamericanos están buscando explorar los recursos genéticos del arroz para desarrollar variedades que respondan mejor a las demandas de los diferentes representantes de la cadena productiva del cultivo. Se da énfasis a la utilización del mejoramiento poblacional.

INTROGRESIÓN DE GENES DE RESISTENCIA

Una de las estrategias que más han contribuido a la expansión de la utilización de los recursos genéticos de un cultivo ha sido la introgresión de genes de resistencia a enfermedades y plagas. En arroz existe una serie de ejemplos del uso de esa estrategia con los cuales se

CONTENIDO

	Página
Prefacio	viii

PARTE I

HERRAMIENTAS

Capítulo

1	Exploración de los Recursos Genéticos del Arroz a través del Mejoramiento Poblacional <i>Elcio Perpétuo Guimarães y Marc Châtel</i>	3
2	Promedio y Variabilidad Genética en Selección Recurrente <i>Orlando Peixoto de Moraes</i>	19
3	Índice de Selección en Programas de Mejoramiento Poblacional <i>Isaias Olivio Geraldí</i>	37
4	Uso de Marcadores Moleculares para el Manejo de Poblaciones de Arroz Mejoradas Mediante Selección Recurrente <i>Brigitte Courtois, Denis Filloux, Nourollah Ahmadi, Jean-Louis Noyer, Claire Billot y Elcio Perpétuo Guimarães</i>	53
5	Marcadores Moleculares como Herramientas para el Mejoramiento Poblacional en Arroz <i>Catalina Ramis, Ana Claudia de Carvalho Badan, Antonio Díaz y Carlos Eduardo Gamboa</i>	77
6	Mejoramiento Poblacional Participativo del Arroz: Nueva Metodología Adaptada a las Necesidades de los Pequeños Productores de América Central y el Caribe <i>Gilles Trouche</i>	99

PARTE II

AVANCES

Página

Capítulo

- 7 Exploración de los Recursos Genéticos del Arroz en Argentina a través del Mejoramiento Poblacional
María Antonia Marassi, Juan Eduardo Marassi, Marc Châtel y Yolima Ospina 119
- 8 Mejoramiento de Poblaciones de Arroz de Riego para Clima Templado en Chile
Santiago Hernaiz, José Roberto Alvarado, Marc Châtel, Dalma Castillo y Yolima Ospina 135
- 9 Avances en el Mejoramiento Poblacional del Arroz de Riego en Brasil
Paulo Hideo Nakano Rangel, Antônio Carlos C. Cordeiro, Claudio Brondani, Rosana P. Vianello Brondani, Sérgio Iraçu Gindri Lopes, Orlando Peixoto de Moraes, Moacir Schiocchet, Satoru Yokoyama, Richard Bacha y Takazi Ishiy 151
- 10 Avances en el Programa de Mejoramiento Poblacional a través de Selección Recurrente en Venezuela
Carlos Eduardo Gamboa, Eduardo José Graterol, Ramiro de la Cruz y Yorman Jayaro 199
- 11 Bases para el Uso del Mejoramiento Poblacional del Arroz en Cuba
René Pérez Polanco, Marc Châtel y Elcio Perpétuo Guimarães 219
- 12 Mejoramiento Poblacional del Arroz en Bolivia
Roger Taboada Paniagua, René Guzmán Arnez, Juana Viruez Justiniano y Tadao Kon 235

busca, en las especies silvestres, la resistencia no existente o existente en niveles por debajo de los deseados en la especie cultivada.

Uno de los primeros ejemplos reportados es la introducción de la resistencia a una virosis importante en Asia ("grass stunt virus") en las variedades IR28, IR29 e IR30. La fuente de resistencia proviene de la especie *Oryza nivara*. Para la resistencia a la virosis denominada "tungro" la fuente utilizada fue *Oryza rufipogon* (Khush, 1977).

La bacteriosis causada por *Xanthomonas oryzae* es muy importante en Asia y no existen buenos niveles de resistencia en la especie cultivada. Khush *et al.* (1990) encontraron y transfirieron, vía retrocruzamientos sucesivos, el gen de resistencia presente en la especie *Oryza longistaminta* a la variedad IR24.

En Asia el raspador "whitebacked planthopper" es una plaga importante del cultivo del arroz. Jena y Khush (1990) introdujeron en varias líneas desarrolladas por el IRRI genes de resistencia presentes en la especie *Oryza officinalis*. Los mismos autores anotan que en esos cruces también se introdujeron genes de resistencia a *Xanthomonas oryzae*.

Estos son apenas algunos ejemplos de cómo se han utilizado los recursos genéticos del arroz para introducir características de resistencia a las variedades comerciales.

NUEVAS COMBINACIONES GÉNICAS PARA LA OBTENCIÓN DE VARIEDADES

El "International Rice Research Institute" (IRRI) ha trabajado en el tema del nuevo tipo de planta desde la década de los 80. La idea ha sido producir una planta de arroz que, comparada con variedades comerciales, presente menor número de macollas, panículas más densas y con mayor número de granos, y un mayor porcentaje de granos llenos por panícula (Khush, 1994).

El germoplasma utilizado para generar estos materiales es una muestra clara de la expansión del uso de los recursos genéticos del arroz. Las nuevas líneas, que rinden de 20% a 30% más que los mejores materiales comerciales, son originarias de cruces entre materiales clasificados como Bulu o javánicas (*japónicas tropicales*), de Indonesia, e *índicas* y *japónicas* de clima templado del programa de mejoramiento genético del IRRI.

Los logros obtenidos con el empleo directo de esta estrategia aún son limitados. Sin embargo, ya se hacen cruzamientos en varios países con líneas originarias de esta estrategia, lo cual contribuye a ampliar las posibilidades de obtener nuevas combinaciones génicas y ampliar la base genética de las variedades comerciales. El aporte de este germoplasma a

los híbridos es significativo pues se trata de un material de origen diferente al que se ha venido utilizando, y que abre puertas para obtener combinaciones aún más heteróticas que las actuales.

NERICA, acrónimo de "Nuevo Arroz para África", es otro ejemplo de la utilización de los recursos genéticos del arroz en busca de variedades comerciales más adaptadas a las condiciones locales de cultivo que, en este caso, da énfasis al sistema de secano. Para desarrollar las nuevas variedades con mayor vigor y mayor capacidad para competir con las malezas, se combinaron progenitores de las especies africana y asiática cultivadas, *Oryza glaberrima* y *Oryza sativa*, respectivamente. Los incrementos potenciales en el rendimiento de grano son de 35% cuando se comparan con las variedades locales (comunicación personal 2002, M. Jones, WARDA, Costa de Marfil).

HÍBRIDOS DE ARROZ

El primer científico que reportó el fenómeno de la heterosis en arroz fue Jones (1926). A su turno, las primeras ideas de exploración comercial de híbridos de arroz surgieron en la India (Richharia, 1962) y en la China (Yuan, 1966), aunque fueron los chinos quienes avanzaron en el proceso. En la mitad de los años 70 ya estaban desarrollados los primeros grupos

de líneas con androesterilidad genético-citoplasmática, con sus mantenedores y restauradores para la producción comercial de híbridos vía el método de las tres líneas (Lin y Yuan, 1980). El desarrollo de esta metodología permitió a los fitomejoradores explorar recursos genéticos distintos de los tradicionales. Para empezar fue necesario introducir el gen de androesterilidad de una especie silvestre, la *Oryza sativa L. f. spontanea* (Lin y Yuan, 1980). Tal estrategia permitió incrementar los rendimientos de grano entre 20% y 30% (Yuan y Virmani, 1988).

En la actualidad la metodología para desarrollar un programa de mejoramiento genético con énfasis en la producción de híbridos está descrita a cabalidad en varias publicaciones. Yuan y Fu (1995) presentan con detalles todas las etapas que se deben seguir para obtener líneas androestériles, restauradoras y mantenedoras. La búsqueda de mayores niveles de heterosis requiere la utilización de germoplasma distante desde el punto de vista genético.

Hoy en día se puede afirmar que los híbridos de arroz son una realidad en China, India, Vietnam, Filipinas, Bangladesh, Indonesia, y Sri Lanka (Manicpic, 2002).

Aunque los recursos genéticos existen y la técnica para su uso sea bien descrita, la

limitante es la metodología para la producción comercial de semillas híbridas. A pesar de que se haya avanzado mucho en los últimos años, sigue siendo ésta una de las mayores limitantes para la amplia diseminación de la tecnología. Virmani (2002), en sus comentarios sobre la orientación de los programas de investigación en arroz híbrido, menciona como aspectos para trabajar la producción de semillas en cuatro de los nueve ítems a que se refiere.

Una posible solución a este problema es la utilización de híbridos de dos líneas, en las cuales se elimine la necesidad de la androesterilidad genético-citoplasmática y se utilice la temperatura y el fotoperíodo como factores de esterilización de las líneas hembras. Según Yuan (2002), en China ya se siembran alrededor de 2,5 millones de hectáreas con híbridos de dos líneas y sus rendimientos de grano están entre 5 y 10% superiores a los híbridos de tres líneas.

MEJORAMIENTO POBLACIONAL

El mejoramiento poblacional tuvo un origen muy distinto al del rumbo que sigue hoy en día. Tal como mencionan Châtel y Guimarães (1993), la idea inicial fue desarrollar híbridos de arroz con ventajas competitivas sobre las plantas bajo condiciones de

sequía. Esto es, producir materiales con sistemas radiculares más eficientes que los del germoplasma disponible en los años ochenta.

Estas poblaciones se utilizaron como base para iniciar los programas de mejoramiento poblacional, a través de la selección recurrente, para posibilitar la creación de otras poblaciones más adaptadas a las diferentes condiciones de cultivo y resolver los problemas de América Latina como ya se mencionó y como se observa en varios capítulos de esta publicación.

La idea inicial fue utilizar esas poblaciones como vehículos para ampliar la base genética de las variedades comerciales, que en esa época recibió mucha atención debido al trabajo de Cuevas-Pérez *et al.* (1992), que mencionaba la estrechez de la variabilidad presente en las variedades comerciales lanzadas en América Latina y el Caribe entre 1971 y 1989. Sin embargo, existen trabajos en la literatura que indican que el mejoramiento genético no reduce la diversidad (Donini *et al.*, 2000; Manifesto *et al.*, 2001).

Debido a la diversidad de los progenitores involucrados en la composición de esas poblaciones se creyó que utilizar los recursos genéticos del cultivo sería una alternativa interesante para lograr ese objetivo.

El método poblacional también tuvo una gran aceptación por parte de los programas nacionales de mejoramiento de América Latina y el Caribe, debido a que aporta una constante fuente de variabilidad. Ello, debido a la presencia del gen nuclear recesivo de androesterilidad que permite constantes recombinaciones requeridas durante el manejo de los ciclos de recurrencia.

Los programas de mejoramiento genético de la región pasaron a considerar la posibilidad de obtener, de manera rutinaria, líneas mejoradas que pudieran utilizarse en los ensayos de competición de líneas con potencial de ser liberadas como nuevas variedades para los agricultores. Los programas más estructurados buscaron, además de líneas para sus ensayos de rendimiento de grano, progenitores para sus programas convencionales de cruzamiento y generación de nueva variabilidad (comunicación personal 2002, C. E. Gamboa, Fundación Danac-Venezuela).

De esta manera, la metodología se adoptó rápidamente en la región y después de un poco más de seis años de su inicio se produjeron resultados significativos, no sólo para los propios programas de mejoramiento sino para los agricultores. Tal es el caso de la reciente liberación de la variedad SCSBRS 113 – TioTaka,

recomendada para las condiciones de riego del Estado de Santa Catarina, en Brasil, del que cabe decir es el segundo mayor productor de arroz de riego de ese país.

En otros países —como Bolivia— se encuentran listas para su liberación oficial líneas promisorias para el ecosistema de arroz de secano favorecido (comunicación personal 2003, R. Taboada, CIAT-Bolivia) y —como Chile— para el ecosistema de arroz de riego de clima templado (comunicación personal 2003, S. Hernández, INIA, Quilamapu).

Progresos obtenidos con la metodología

Al revisar los capítulos que siguen en este libro, el lector observará claramente el nivel de compromiso asumido por los fitomejoradores de América Latina y del Caribe en el uso del nuevo método de mejoramiento de arroz. También podrá apreciar el progreso logrado por la mayoría de las instituciones que trabajan con el tema.

Venezuela, por ejemplo (Capítulo 10 de esta publicación), en el primer semestre del año 2003 completará el segundo ciclo de recurrencia con la población PFD-1. En el campo ya se observa un claro mejoramiento en los fenotipos de las familias $S_{0:2}$, cuando se comparan con la misma generación del ciclo 1. El programa convencional de

cruzamientos ya está utilizando líneas originarias de las poblaciones como progenitores, uno de los objetivos planteados en el inicio del proyecto.

El programa de Bolivia ha logrado desarrollar líneas de las poblaciones que maneja y que ahora están en pruebas finales de rendimiento de grano con buen potencial de ser liberadas comercialmente en el próximo año. Además, después del inicio basado en selección masal, ya están en la rutina de completar ciclos de recurrencia evaluando familias $S_{0.2}$ en ensayos multilocales (Capítulo 12 de esta publicación).

En condiciones templadas, Chile está concentrado en manejar dos poblaciones de sitio específico, creadas con la introducción de líneas locales en poblaciones introducidas y de amplia base genética (Capítulo 8 de esta publicación). Este país ha desarrollado una metodología específica para mejorar los niveles de tolerancia al frío de las poblaciones y ya tiene líneas avanzadas en pruebas regionales de rendimiento de grano.

Los programas llevados a cabo por "Embrapa Arroz e Feijão" y el proyecto CIAT/CIRAD, por sus naturalezas y niveles de experiencia, son los que más progreso han logrado.

Como ya se mencionó, el programa de mejoramiento para condiciones de riego de Brasil acaba de lanzar la variedad

SCSBR 113 – TioTaka y aún posee varias líneas avanzadas en pruebas finales multilocales de rendimiento de grano.

El proyecto CIAT/CIRAD desarrolló una línea precoz que ha sido la más productiva de todos los materiales ya sembrados en condiciones de suelos ácidos en Colombia.

Como Guimarães (2000) anota en su descripción de las necesidades futuras, los investigadores comienzan a estudiar las ganancias producidas por la utilización de la metodología.

Ospina *et al.* (Capítulo 17 de esta publicación) presentan los resultados de las evaluaciones de las ganancias después de un ciclo de selección para rendimiento de grano y floración, en condiciones de suelos ácidos, y el efecto de ciclos de recombinación después de la selección.

Badan *et al.* (Capítulo 16 de esta publicación) describen las ganancias logradas por la utilización de la metodología para mejorar los niveles de resistencia a Piricularia en una población de arroz de tierras altas.

En el Capítulo 6, Trouche propone una alternativa con la participación de los diferentes anillos de la cadena productiva en el manejo de las poblaciones. Courtois *et al.* (Capítulo 4 de esta publicación) sugieren algunas posibilidades para el uso de las herramientas biotecnológicas en el mejoramiento poblacional.

Ajustes metodológicos

Aunque los logros sólo se encuentren en su etapa inicial, se advierte que los investigadores que trabajan con el mejoramiento poblacional deben comenzar a estudiar alternativas metodológicas para evaluar mejor las características que están seleccionando, en particular el rendimiento de grano.

La ampliación del uso de los recursos genéticos del arroz, por la creación de poblaciones de amplia base genética, ha permitido a varios autores considerar el rompimiento de los techos de rendimiento de grano como una posibilidad alcanzable.

Los materiales que están en las etapas finales de evaluación en los diferentes programas nacionales rinden más que las variedades testigos comerciales y los programas siguen mejorando sus poblaciones.

A pesar de todo lo anterior, se continúa con los siguientes limitantes, en especial en la evaluación de las progenies para la toma de decisión sobre la selección para la fase de recombinación y el desarrollo de la nueva población mejorada:

- Los ensayos de evaluación de familias $S_{0.2}$ se siguen manejando utilizando parcelas pequeñas con algunos surcos de pocos metros de largo.
- Se evalúa un pequeño número de familias por ciclo. Una sugerencia sería evaluar un

número de alrededor de 500 familias $S_{0.1}$ sometiéndolas, en condiciones controladas, a evaluaciones específicas, por ejemplo enfermedades o frío. Ello posibilitaría tener en los ensayos de rendimiento de grano de las familias $S_{0.2}$, líneas con comprobada calidad para algunas características claves para el programa.

- Algunos países siguen utilizando un número muy limitado de sitios de evaluación.
- No se han estudiado las ganancias que se pueden producir al llevar a cabo más de una prueba de rendimiento de grano ($S_{0.2}$ y $S_{0.3}$ por ejemplo), antes de la selección de las familias que se van a recombinar.

Los programas de mejoramiento que están más adelantados en la utilización de la metodología deberían dar prioridad a estos temas en especial, a través de la realización de trabajos de tesis con estudiantes de posgrado.

COMENTARIOS FINALES

El cultivo del arroz es un ejemplo de la creatividad de los investigadores en combinar la explotación de los recursos genéticos disponibles en los bancos de germoplasma, y la utilización de los mismos en el mejoramiento genético con el

empleo de métodos diversos y novedosos para el cultivo.

La combinación de métodos de mejoramiento de plantas autógamas y alógamas permite aprovechar características de interés agronómico que están presentes en líneas pertenecientes a diferentes especies y grupos. Además, permite combinar progenitores de diferentes orígenes para producir heterosis o crear poblaciones de amplia base genética.

Las prioridades descritas en el GPA para estimular a los países a utilizar de manera sostenible los recursos genéticos, se están implementando en el cultivo del arroz desde hace varios años, como se pudo observar en los comentarios presentados en las secciones de este capítulo.

Esta publicación pretende de manera general, y aunque enfocada hacia el mejoramiento poblacional, estimular la creatividad de los fitomejoradores que trabajan con otros cultivos, en particular con los autógamos, a buscar en los recursos genéticos de éstos, alternativas para expandir su utilización de manera sostenible en beneficio de los agricultores.

AGRADECIMIENTOS

Aprovechamos la oportunidad para expresar nuestros agradecimientos por la confianza, el apoyo y el compromiso que las instituciones nacionales y los

fitomejoradores de arroz de América Latina y del Caribe han tenido para la implementación de un proyecto regional de mejoramiento poblacional del arroz.

REFERENCIAS

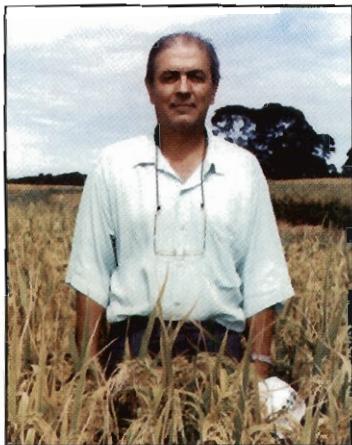
- Brondani, C.; Rangel, P. H. N.; Brondani, R. P. V.; y Ferreira, M. E. 2002. QTL mapping and introgression of yield-related traits from *Oryza glumaepatula* to cultivated rice (*Oryza sativa*) using microsatellite markers. *Theor. Appl. Genet.* 104:1192-1203.
- Brown, A. H. D. y Brubaker, C. L. 2002. Indicators for sustainable management of plant genetic resources: How well are we doing? En: Engels, J.M.M.; Rao, R.V.; Brown, A.H.D.; y Jackson, M.T. (eds.). *Managing plant genetic diversity*. CABI Publishing, Oxon, UK. p. 249-262.
- Châtel, 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, September 6 to 10. Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement—Département des cultures annuelles (CIRAD-CA). p. 66.
- 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, 1971 to 1989. *Crop Sci.* 32:1054-1059.

- Donini, P.; Law, J. R.; Koebner, R. M. D.; Reeves, J. C; y Cooke, R. J. 2000. Temporal trends in the diversity of UK wheat. *Theor. Appl. Genet.* 100:912-97.
- FAO. 1996. Global plan of action for the conservation and sustainable utilization of plant genetic resources for food and agriculture. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy. 63 p.
- FAO. 2001. The international treaty on plant genetic resources for food and agriculture. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome, Italy. 45 p.
- Goff, S. A.; Ricke, D.; Lan, T. H.; Presting, G.; Wang, R.; Dunn, M.; Glazebrook, J.; Sessions, A.; Oeller, P.; Varma, H.; Hadley, D.; Hutchison, D.; Martin, C.; Katagiri, F.; Lange, B. M.; Moughamer, T.; Xia, Y.; Budworth, P.; Zhong, J.; Miguel, T.; Paszkowski, U.; Zhang, S.; Colbert, M.; Sun, W. L.; Chen, L.; Cooper, B.; Park, S.; Wood, T. C.; Mao, L.; Quail, P.; Wing, R.; Dean, R.; Yu, Y.; Zharkikh, A.; Shen, R.; Sahasrabudhe, S.; Thomas, A.; Cannings, R.; Gutin, A.; Pruss, D.; Reid, J.; Tavtigian, S.; Mitchell, J.; Eldredge, G.; Scholl, T.; Miller, R. M.; Bhatnagar, S.; Adey, N.; Rubano, T.; Tusneem, N.; Robinson, R.; Feldhaus, J.; Macalma, T.; Oliphant, A.; y Briggs, S. 2002. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *japonica*). *Science* 296:92-100.
- Guimarães, E. P. 2000. Mejoramiento poblacional del arroz en América Latina: dónde estamos y para dónde vamos. En: Guimarães, E. P. (ed.). Avances en el mejoramiento poblacional en arroz. Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, Brasil. p. 299-311.
- Hernaiz-L., S. I.; Alvarado-A., J. R.; Châtel, M.; y Borrero, J. 2000. Desarrollo de poblaciones *japónica* de arroz para Chile. En: Guimarães, E. P. (ed.). Avances en el mejoramiento poblacional en arroz. Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, Brasil. p. 187-198.
- Jena, K. K. y Khush, G. S. 1990. Introgression of genes from *Oryza officinalis* Will ex Watt to cultivated rice *O. sativa* L. *Theor. Appl. Genet.* 87:737-745.
- Jones, J. W. 1926. Hybrid vigor in rice. *J. Am. Soc. Agron.* 18:423.
- Khush, G. S. 1977. Disease and insect resistance in rice. *Adv. Agron.* 29:265-341.
- Khush, G. S. 1994. Increasing the genetic yield potential of rice: prospects and approaches. International Rice Commission Newsletter 43:1-8.
- Khush, G. S.; Bacalangco, E.; y Ogawa, T. 1990. A new gene for resistance to bacterial blight from *O. longistaminata*. *Rice Genet. News.* 7:121-122.
- Lin, S. C. y Yuan, L. P. 1980. Hybrid rice breeding in China. En: Innovative approaches to rice breeding. Selected papers from the 1979 International Rice Research Conference. International Rice Research Institute (IRRI), Los Baños, Philippines. p. 35-51.

- Manicpic, N. G. 2002. Needs of hybrid rice seed industry for supporting large-scale cultivation. En: Proceedings of the workshop on policy support for rapid adoption of hybrid rice on large-scale production in Asia, Hanoi, Viet Nam, 22-23 May 2001. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy. p. 45-53.
- Manifesto, M. M.; Schlatter, A. R.; Hopp, H. E.; Suárez, E. Y.; y Dubcovsky, J. 2001. Quantitative evaluation of genetic diversity in wheat germplasm using molecular markers. *Crop Sci.* 41:682-690.
- Martínez, C. P.; Lentini, Z.; Châtel, M.; González, D.; y Mojica, D. 1997. Uso de selección recurrente en combinación con cultivos de anteras en el programa de arroz de riego del CIAT. En: Guimarães, E. P. (ed.). Selección recurrente en arroz. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 139-149.
- Moncada, P.; Martínez, C. P.; Borrero, J.; Châtel, M.; Gauch Jr., H.; Guimarães, E. P.; Tohme, J.; y McCouch, S. R. 2001. Quantitative trait loci for yield and yield components in an *Oryza sativa* x *Oryza rufipogon* BC₂F₂ population evaluated in an upland environment. *Theor. Appl. Genet.* 102:41-52.
- Ospina, Y.; Châtel, M; y Guimarães, E. P. 2000. Mejoramiento poblacional del arroz de sabanas. En: Guimarães, E. P. (ed.). Avances en el mejoramiento poblacional en arroz. Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, Brasil. p. 241- 254.
- Richharia, R. H. 1962. Clonal propagation as a practical means of exploiting hybrid vigor in rice. *Nature* 194:598.
- Taillebois, J. y Guimarães, E. P. 1988. Improving outcrossing rate in rice (*Oryza sativa* L.). En: Hybrid Rice, Proceedings of the International Symposium on Hybrid Rice, Changsha, Hunan, China, October 6-10, 1986. International Rice Research Institute (IRRI), Los Baños, Philippines. p. 175-180.
- Tran, D. V. 2002. Hybrid rice for food security: recent progress and large-scale production issues. En: Proceedings of the workshop on policy support for rapid adoption of hybrid rice on large-scale production in Asia, Hanoi, Viet Nam, 22-23 May 2001. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy. p. 17-35.
- Vaughan, D. A. 1994. The wild relatives of rice. A genetic resources handbook. International Rice Research Institute (IRRI), Manila, Philippines. 137 p.
- Virmani, S. S. 2002. Orientation of research programme for supporting a rapid adoption of hybrid rice technology on a large scale. En: Proceedings of the workshop on policy support for rapid adoption of hybrid rice on large-scale production in Asia, Hanoi, Viet Nam, 22-23 May 2001. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy. p. 37-43.

- Yu, J.; Hu, S.; Wang, J.; Wong, K. S.; Li, S.; Liu, B.; Deng, Y.; Dai, L.; Zhou, Y.; Zhang, X.; Cao, M.; Liu, J.; Sun, J.; Tang, J.; Chen, Y.; Huang, X.; Lin, W.; Ye, C.; Tong, W.; Cong, L.; Geng, J.; Han, Y.; Li, L.; Li, W.; Hu, G.; Huang, X.; Li, W.; Li, J.; Liu, Z.; Li, L.; Liu, J.; Qi, Q.; Liu, J.; Li, L.; Li, T.; Wang, X.; Lu, H.; Wu, T.; Zhu, M.; Ni, P.; Han, H.; Dong, W.; Ren, X.; Feng, X.; Cui, P.; Li, X.; Wang, H.; Xu, X.; Zhai, W.; Xu, Z.; Zhang, J.; He, S.; Zhang, J.; Xu, J.; Zhang, K.; Zheng, X.; Dong, J.; Zeng, W.; Tao, L.; Ye, J.; Tan, J.; Ren, X.; Chen, X.; He, J.; Liu, D.; Tian, W.; Tian, C.; Xia, H.; Bao, Q.; Li, G.; Gao, H.; Cao, T.; Wang, J.; Zhao, W.; Li, P.; Chen, W.; Wang, X.; Zhang, Y.; Hu, J.; Wang, J.; Liu, S.; Yang, J.; Zhang, G.; Xiong, Y.; Li, Z.; Mao, L.; Zhou, C.; Zhu, Z.; Chen, R.; Hao, B.; Zheng, W.; Chen, S.; Guo, W.; Li, G.; Liu, S.; Tao, M.; Wang, J.; Zhu, L.; Yuan, L.; y Yang, H. 2002. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *indica*). Science 296:79-92.
- Xiao, J.; Li, J.; Grandillo, S.; Ahn, S. N.; Yuan, L. P.; Tanksley, S. D.; y McCouch, S. R. 1998. Identification of trait-improving quantitative trait loci alleles from wild rice relative, *Oryza rufipogon*. Genetics 150:899-909.
- Yuan, L. P. 1966. A preliminary report on male sterility in rice [in Chinese, English summary]. Sci. Bull. 4:32-34.
- Yuan, L. P. 2002. Recent progress in the development of hybrid rice in China. En: Proceedings of the workshop on policy support for rapid adoption of hybrid rice on large-scale production in Asia, Hanoi, Viet Nam, 22-23 May 2001. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy. p. 65-68.
- Yuan, L. P. y Virmani, S. S. 1988. Status of hybrid rice research and development. En: Hybrid Rice, Proceedings of the International Symposium on Hybrid Rice, Changsha, Hunan, China, October 6-10, 1986. International Rice Research Institute (IRRI), Los Baños, Philippines. p. 7-24.

CAPÍTULO 2



Promedio y Variabilidad Genética en Selección Recurrente

Orlando Peixoto de Morais

Investigador de "Embrapa Arroz e Feijão", Caixa Postal 179, 75375-000 Santo Antonio de Goiás, Goiás, Brasil.

Correo electrónico: peixoto@cnpaf.embrapa.br



**UNIDAD DE INFORMACION Y
DOCUMENTACION**

Contenido

Resumen

Abstract

Introducción

Importancia del promedio de la población

Variación genética

- Poblaciones biparentales
- Poblaciones multiparentales

Consideraciones finales

Referencias

RESUMEN

Hoy en día existe entre los fitomejoradores una extrema preocupación por la variabilidad que permite obtener respuestas expresivas en sus trabajos. Se sabe que la respuesta a la selección es directamente proporcional a la varianza genética entre las unidades de selección. Sin embargo, no se debe conseguir variación a expensas de la reducción de la media de la población, pues esta afecta fuertemente el resultado del proceso de selección y constituye un factor importante en la reducción del tiempo necesario para elevar la población a un determinado nivel de desempeño medio. En este capítulo se discutirá la conveniencia del establecimiento de un equilibrio entre media y varianza de las características de las poblaciones desarrolladas, para ser mejoradas por medio del método de selección recurrente. Además se abordarán las ventajas de los cruzamientos multiparentales, comunes en la formación de esas poblaciones, como medio de aumentar inicialmente la frecuencia génica y garantizar la presencia de alelos favorables en todos los loci de interés.

MEAN AND GENETIC VARIABILITY IN RECURRENT SELECTION

ABSTRACT

Today, many plant breeders are extremely concerned about the genetic variability that permits them to obtain significant answers to their projects. They know that response to selection is directly proportional to the genetic variance within units of selection. However, variation should not be obtained at the cost of a reduced population average, which strongly affect selection results. The population average also constitutes an important factor in reducing the time needed to raise the population to a determined level of average performance. In this chapter, we discuss the convenience of establishing a balance between the mean and variance of the traits of developed populations to be improved by recurrent selection. We also discuss the advantages of multiparental crossings, common in the formation of such populations, as a means of initially increasing genetic frequency and guaranteeing the presence of favourable alleles in all loci of interest.

INTRODUCCIÓN

Los fitomejoradores reconocen la gran dificultad de seleccionar para las características cuantitativas, en particular, en los casos de caracteres complejos como es la producción de granos, que se ve afectada por la acción simultánea de varios genes, generalmente localizados en diferentes cromosomas. Aún así, el uso de los métodos convencionales de mejoramiento genético ha posibilitado obtener avances significativos para tales caracteres. No obstante lo anterior, recientemente en arroz se ha venido observando un incremento en las dificultades que obstaculizan este progreso, una de las cuales se presenta a continuación.

Para ilustrar mejor este aspecto se utilizará una característica que segregá solamente para 20 loci. La frecuencia de individuos en una población endogámica que porta todos los alelos deseados sería de poco más de $9,5 \times 10^{-7}$, cuando se considera la situación más favorable, que correspondería a la selección de sólo dos alelos con frecuencia intermedia (igual a 0,5) por loci. Para este caso, sería necesario evaluar una población de $1:9,5 \times 10^{-7}$, o sea, más de un millón de individuos para conseguir identificar por lo menos un individuo con alelos favorables

en todos los 20 loci. En la realidad, se puede utilizar una muestra bien menor para identificar uno de estos individuos, si sólo depende de la probabilidad de acierto requerida. Por otro lado, si esta probabilidad es muy alta, se podría exigir la evaluación de una muestra aún mayor a la de un millón de individuos.

En el ejemplo en cuestión se tiene una distribución binomial y se puede estimar el número "n" de individuos a ser evaluados para que sea posible identificar por lo menos uno que porte alelos favorables en los 20 loci, en cualquier nivel de probabilidad. Para un nivel de probabilidad "p" igual a 99%, por ejemplo, "n" debería ser igual a 4.828.869 individuos, número que pasaría a 7.243.303, si se exige para "p" un valor de 99,9%. Lo mismo ocurre para un nivel de exigencia bajo como $p = 1\%$. El número de individuos a ser muestreado y evaluado sería igual a 10.539, que aun sería considerado muy alto para las dificultades de evaluación que la característica en consideración requiere, es decir, experimentos con repeticiones y conducidos, preferiblemente, en más de una localidad.

Por todo esto, cuando se piensa en incrementar la producción de granos de las variedades de arroz, se sugiere la necesidad de buscar un camino alternativo. Esto es procurar

lograr el objetivo de selección de uno o más individuos con alelos favorables en todos los 20 loci, no de una sola vez, sino por etapas. Ello permite pensar en seleccionar un grupo de individuos con un comportamiento promedio mejor que el de la población base de la cual se derivó. Esos individuos serían utilizados como progenitores de una nueva población que presentará una frecuencia alélica promedia más favorable que la de la primera población. El incremento de la frecuencia alélica incrementa la posibilidad de seleccionar individuos con mayor número de alelos favorables (Cuadro 1). A ese proceso cíclico y sistemático de seleccionar individuos deseables en una población, siguiendo la recombinación de los mismos para formar una nueva población con mayor potencialidad que la primera para los fines pretendidos, se denomina selección recurrente (Fehr, 1987).

Cuadro 1. Frecuencia de individuos con alelos favorables en todos los loci en una población segregando para 20 loci, en tres condiciones distintas para la frecuencia alélica.

Generación	Frecuencia alélica (p)		
	p = 3/4	p = 1/2	p = 1/4
S ₀	1:3,6	1:315	1:3,6 x 10 ³
S ₁	1:30,0	1:12.089	1:1,9 x 10 ⁹
S ₂	1:94,0	1:99.437	1:3,5 x 10 ¹⁰
...
S _n	1:315,0	1:1.048.576	1:1,1 x 10 ¹²

De otro lado, en caso de que se utilice la misma población pero en su estado heterótico más elevado (S₀), la frecuencia de individuos con alelos favorables pasa de 1 en 1.048.576 a 1 en solamente 315 individuos (Morais, 2001). Esto quiere decir que habrá un incremento de frecuencia del genotipo bajo selección de cerca de 3.328 veces.

Además, la utilización de individuos S₀ o de familias de ellos derivadas (familias S_{0,n}, para "n" preferiblemente pequeño), presenta dos ventajas adicionales: menor duración de ciclo de selección y mayor presión de selección pues se puede reducir a la mitad el número de unidades de selección, en relación a la selección de líneas puras, todo ello sin alterar el tamaño efectivo de la muestra seleccionada (Morais, 1997).

Las ventajas de adoptar la selección recurrente las presenta Ramalho (1997) de manera muy convincente, incluso para el caso de N líneas homocigotas extraídas del cruzamiento de las dos mejores líneas originarias de un primer ciclo de selección. (Estas son, por lo tanto, líneas del segundo ciclo). Para este caso y considerando una característica influenciada por 40 loci independientes, Ramalho en el Cuadro 2 —en una adaptación de Fouilloux y Bannerot (1988)— sugiere que para obtener en un único ciclo de selección el mismo resultado acumulado en dos ciclos selectivos, los recursos empleados deberían ser varias

decenas de veces mayor (Cuadro 2). Para un caso hipotético de heredabilidad completa, para obtener en un mismo ciclo la suma de los resultados obtenidos en dos, evaluando 200 individuos, por ejemplo, la población evaluada debería ser 290 veces mayor. Esto es que deberían evaluarse 116.000 individuos, ciertamente con gastos de recursos igualmente superior.

La selección siempre es efectiva por los cambios de la frecuencia génica que, en la práctica, no son tangibles. Para acompañar la evolución del proceso selectivo se debe evaluar durante los sucesivos ciclos de selección, las propiedades observables de la

Cuadro 2. Número de líneas (N) a ser evaluadas en un único ciclo de selección, para obtener una línea con el mismo número de alelos favorables que estarían presentes en la línea de mejor desempeño del segundo ciclo de selección en el caso de dos ciclos selectivos, evaluando n líneas por ciclo, y considerando una característica influenciada por 40 loci.

Dos ciclos		Un ciclo	
n ¹	Laf ²	N ³	Relación N/n
50	31,3	3.500	35
100	32,6	18.800	94
200	33,8	116.000	290
400	34,8	543.200	679

1. n: Número de individuos evaluados por ciclo de selección, en el caso de dos ciclos.
2. Laf: Número esperado de loci con alelos favorables en la línea de mejor desempeño en el segundo ciclo.
3. N. Número de líneas a ser evaluadas en un único ciclo de selección para que la de mejor desempeño tenga el mismo Laf de la semejante del segundo ciclo, en el caso de dos ciclos selectivos.

Fuente: Ramalho (1997).

población, como son los promedios, varianzas y covarianzas de las principales características.

Es fundamental que estas evaluaciones sean implementadas en el mismo punto del ciclo de vida de los individuos, tanto desde el punto de vista de la edad como de la estructura genética de la población muestreada.

Según discusión detallada de Falconer (1987), no se espera que la respuesta a la selección continúe indefinidamente. Tardé o temprano todos los alelos favorables que estaban originalmente segregando se fijarán y, en ese punto, la población no responderá más a la selección.

Entre los fitomejoradores se observa una extrema preocupación por la variación, debido a sus deseos de obtener respuestas expresivas en sus trabajos. La búsqueda de esa variación no debería, a pesar de todo, traer consecuencias negativas para la magnitud de los valores iniciales de los promedios de las características de interés de las poblaciones bajo selección.

En este capítulo se discutirá la conveniencia del establecimiento de un punto de equilibrio entre promedio y varianza de las características de las poblaciones desarrolladas para ser mejoradas por medio del método de selección recurrente.

IMPORTANCIA DEL PROMEDIO DE LA POBLACIÓN

Como lo presenta Chaves (1997), el promedio de una población (X_n), después de "n" ciclos de selección, se obtiene a través de la fórmula:

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

En ésta:

X_0 es la estimativa del promedio de la población base, antes del primer ciclo de selección.
 $g s_i$ es la ganancia debido a la selección en el ciclo "i", con $i = 1, 2, 3, \dots, n$.

Se observa de manera clara que el promedio inicial de la población base (X_0) afecta directamente el resultado de la selección y constituye un factor importante en la reducción del tiempo necesario para elevar la población a un determinado nivel de comportamiento promedio. Basado en ello, durante la formación de una población que se va a someter a selección recurrente, se deben utilizar todas las alternativas disponibles para que su promedio inicial sea elevado.

Debido a la similitud de los procesos de creación se puede utilizar, para las poblaciones de las especies autógamas destinadas a la selección recurrente, las expresiones de predicción de promedios desarrolladas para la estimativa de promedios de las variedades sintéticas.

Para servir como base para un programa de selección recurrente, una población de especie autógama creada a partir de líneas puras, combinadas dos a dos, presenta cuando en S_0 (máxima heterocigosidad), características similares a las variedades sintéticas de especies alógamas. De esta manera, como lo describe Chaves (1977), se puede predecir el comportamiento promedio de la población a partir de informaciones de sus "k" progenitores y de sus " $k(k-1)/2$ " combinaciones híbridas, por la siguiente fórmula:

$$M = \frac{1}{k(k-1)/2} \left(\sum_{j=1}^k G_j + 2 \sum_{j < j'} C_{jj'} \right) \quad (1)$$

En ésta:

G_j corresponde al promedio del progenitor j .

$C_{jj'}$ es el promedio del cruzamiento entre los progenitores j y j' .

Por lo tanto, para decidir cuáles progenitores se deben efectivamente involucrar en la composición de una población, es importante obtener las informaciones de un cruzamiento dialélico que contemple todos los progenitores potenciales y sus cruzamientos biparentales. Según Vencovsky y Barriga (1992) el número de posibles poblaciones que pueden ser sintetizadas a partir de "k" progenitores resulta de la fórmula $2^k - (k+1)$, cada una de ellas con

promedio predecible a partir de las informaciones del cruzamiento dialélico, involucrando los "k" progenitores.

En la expresión (1), mencionada anteriormente, se observa que el promedio de la población es función del promedio de los progenitores y de sus combinaciones híbridas. Así, los progenitores a ser escogidos deben, además de tener un buen comportamiento *per se*, presentar una alta capacidad de combinación con los demás progenitores. Es decir, deben ser divergentes con relación al conjunto de progenitores seleccionados.

Durante la ejecución de un proyecto de exploración de recursos genéticos que se basa en la selección recurrente, las unidades de evaluación normalmente son familias con ascendencia conocida pero con elevado grado de heterocigosidad. De esta manera, la recombinación de las unidades de evaluación seleccionadas constituye un proceso idéntico al de la formación de compuestos de especies alógamas, cuyos promedios pueden ser predichos, utilizando una expresión similar a la (1). En ésta, los progenitores (G) pueden ser las familias seleccionadas en el ciclo anterior y $C_{jj'}$ representa los cruzamientos biparentales entre las familias seleccionadas j y j' .

Es válido anotar que cuando se usa como procedimiento de recombinación, la mezcla de semillas de familias que poseen el gen de androesterilidad genética, como lo mencionan Châtel y Guimarães (1995), toda la descendencia tiene estructura similar a la que se conseguiría con la mezcla de todas las semillas de un cruzamiento dialélico, lo que no debe alterar el promedio poblacional.

VARIACIÓN GENÉTICA

Es importante analizar la contribución de la variación genética para la eficiencia del proceso selectivo. Se sabe que la respuesta a la selección es directamente proporcional a la varianza genética entre las unidades de selección, pero no se debe buscar incremento en la variación genética mediante reducción del promedio de la población. Mayor varianza genética debe conseguirse a través de la utilización de progenitores divergentes, que deben ser identificados entre progenitores elites y de mejor comportamiento para las características de interés. Los progenitores élitiles divergentes, además de condicionar mayor variabilidad genética, presentan, entre sí, mayor capacidad de combinación, proporcionando una población de mayor promedio general, como se muestra en el ítem anterior. A continuación se

discutirá la importancia de utilizar progenitores divergentes y de elevado comportamiento en cruzamientos biparentales. Posteriormente, se presentarán las ventajas relativas de usar poblaciones multiparentales.

Poblaciones biparentales

Para ilustrar mejor este punto se partirá del siguiente caso:

- Una característica cuya expresión aumenta con el acumulo de alelos favorables en hasta 20 loci.
- Solamente existen dos alelos por loci.
- No existe efecto de dominancia.
- Los valores designados para los homocigotos son iguales para todos los loci (Falconer, 1987).
- En el proceso de selección utilizado no existe endogamia durante la recombinación.
- Cuando se logren los límites de selección, todos los loci se fijarán para el alelo favorable.

Mediante el cruzamiento entre dos progenitores divergentes se analizará la eficiencia de la selección en dos casos distintos:

1. Presencia de alelos favorables en 80% de los loci en uno de los padres y en 20% en el otro parente, con divergencia máxima, o sea, población híbrida segregando para todos los 20 loci.

2. Ambos padres con alelos favorables en 80% de los loci pero también con divergencia máxima. Esto significa que la población híbrida segregará para ocho loci ($0,20 \times 20 \times 2 = 8$).

Considerando para cada loci el valor genotípico designado para los homocigotos igual a la unidad ($a = 1$), se evaluarán para las dos situaciones alternativas, los siguientes parámetros:

- Promedio.

Utilizando la fórmula clásica $m = \mu + a(p-q) + 2dpq$ (Falconer, 1987), y considerando $\mu = 100$ el promedio de la población segregando para todos los loci (Caso 1), con frecuencia $p = q = 0,5$, donde $a = 1$ y $d = 0$ (valor genotípico del heterocigoto), tenemos:

Padres (homocigotos) con alelos favorables en 80% de los loci (16 loci con alelos favorables y 4 con alelos desfavorables):

$$m = 100 + 1(1-0)16 + 1(0-1)4 = 112.$$

Padre con 20% de los loci con alelos favorables

$$m = 100 + 1(1-0)4 + 1(0-1)16 = 88.$$

- Población híbrida.

Caso 1

(Segregación para todos los 20 loci, con frecuencia intermedia)
 $m = 100 + 1(0,5-0,5)20 = 100.$

Caso 2

(Alelos fijados en 12 loci y segregación para ocho loci, con frecuencia alélica intermedia)
 $m = 100 + 1(1-0)12 + 1(0,5 - 0,5)8 = 112.$

- Amplitud de variación (R) - es la diferencia entre los valores genotípicos de los individuos con alelos favorables fijados en todos los 20 loci y de los individuos con ningún alelo favorable en los loci en segregación de la población híbrida.

Caso 1

$$(n=20): R = 2na = 2 \times 20 \times 1 = 40$$

Caso 2

$$(n=8): R = 2na = 2 \times 8 \times 1 = 16$$

- Varianza genética (σ_g^2) - para un loci, sin dominancia es:

$$\sigma_g^2 = 2pqa^2.$$

Considerando "n" loci, con valores de "a" idénticos, no ligados y sin interacción epistática, la expresión para varianza genética pasa a ser

$$\sigma_g^2 = 2npqa^2.$$

Luego, se puede finalizar la estimación como sigue:

Caso 1

$$\sigma_g^2 = 2 \times 20 \times 0,5 \times 0,5 \times 1^2 = 10$$

Caso 2

$$\sigma_g^2 = 2 \times 8 \times 0,5 \times 0,5 \times 1^2 = 4$$

La población originaria solamente de progenitores élitess (Caso 2) se presenta con menor variabilidad, o sea, tanto su amplitud de variación (R) como su varianza genética (σ_g^2) corresponden a 40% de los valores presentes en la población del caso 1, pero su promedio es cerca de 12% mayor.

La diferencia entre los promedios de las dos poblaciones corresponde, por vez, a 60% del total de la respuesta a selección posible, utilizando la primera población. Esto es que más de la mitad de toda la ganancia posible de ser obtenida con la primera población puede lograrse, simplemente utilizando la población 2, sintetizada con progenitores éliticos.

Otra forma de evaluar el valor actual de las dos poblaciones consiste en estimar para las dos poblaciones, el número "t" de individuos que deben ser muestreados para que se tenga, a un determinado nivel de probabilidad (99% por ejemplo), por lo menos uno que cargue alelos favorables en todos los loci. En la primera población (Caso 1), la frecuencia de individuos con alelos favorables (en homocigosis o heterocigosis) en todos los 20 loci se obtiene por: $p_1 = (3/4)^{20}$. Por consiguiente $(1-p_1)$, representa la frecuencia de individuos con alelos favorables en menos de 20 loci.

Cuando se muestran "t" individuos de esta población, la probabilidad de que todos tengan menos de 20 loci con alelos favorables está dada por $[1 - (3/4)^{20}]^t$. Basta estimar el valor de "t" que lleve esta probabilidad a ser igual o inferior a 0,01. Usando logaritmos, se obtiene:

$$\log[1 - (3/4)^{20}]^t \geq \log(0,01)$$
$$\therefore t \geq -2/\log[1 - (3/4)^{20}]$$
$$\therefore t \geq 1449,9$$

Evaluar por lo menos 1450 individuos para una característica influenciada por 20 loci, que deberá estar fuertemente sujeta a la acción del medio ambiente, ciertamente exigirá la adopción de fuerte control ambiental y repetición. La evaluación de la primera población, buscando identificar por lo menos un individuo con alelos favorables en todos los 20 loci sería, por lo tanto difícil y dispendiosa. Sin embargo, para la segunda población (Caso 2), esta tarea sería plenamente viable, pues realizando cálculos similares, se concluye que el número mínimo de individuos a ser evaluado es de solamente 44.

Para continuar evaluando de manera comparativa las dos poblaciones para fines de mejoramiento, se puede aún analizar el comportamiento de ambas cuando se someten a un proceso de selección recurrente ya sea, por lo tanto, un proceso selectivo capaz de provocar, para cada uno de los loci, los cambios de frecuencia génica relacionados en el Cuadro 3.

En este caso, después de diez ciclos de selección, todos los alelos estarían prácticamente fijados en el décimo ciclo, cuando las poblaciones presentarán bajos niveles de variabilidad genética y promedios prácticamente iguales. En este Cuadro, se observa aún que la primera población (Caso 1) presenta una varianza genética

más de dos veces superior a la de la segunda, y que sus respuestas a la selección son mucho más expresivas. Es ello exactamente lo que entusiasma los fitomejoradores: las altas respuestas a la selección.

En la práctica, la segunda población presenta, con todo, un mayor potencial, para fines de selección de líneas superiores, pues además de presentar variabilidad genética que le permite ser conducida al mismo objetivo de la primera, siempre muestra, en las fases intermedias, mayor promedio y mayor capacidad de ofrecer líneas superiores. La superioridad de la

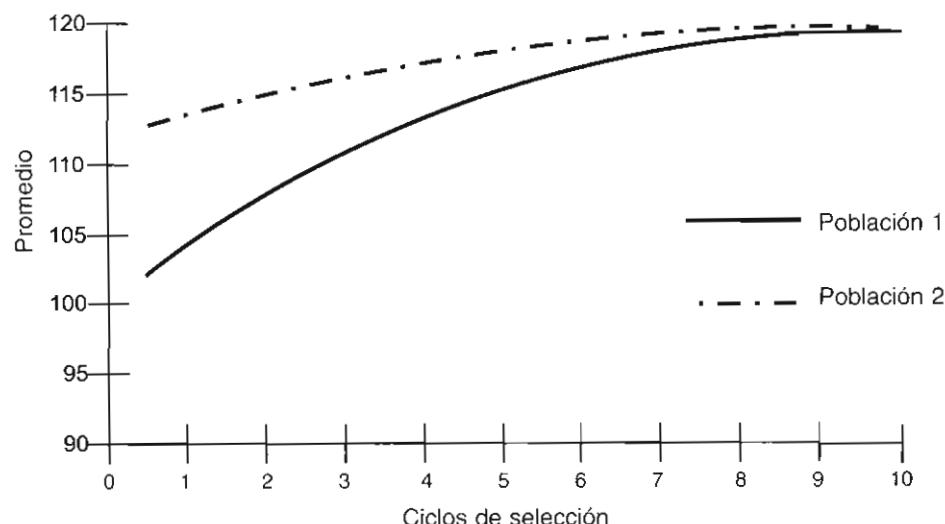
segunda población es particularmente notable en los ciclos iniciales, como se constata, comparando las estimativas de t_1 (número de individuos S_0 o de familias $S_{0:n}$, que deben ser evaluados, para que se tenga 99% de certeza de tener entre ellos por lo menos uno que cargue alelos favorables en todos los loci).

En la medida que se suceden los ciclos de selección, las diferencias entre las dos poblaciones se reducen, pero la población sintetizada solamente a partir de progenitores elites es invariablemente siempre superior, como lo muestra claramente la Figura 1.

Cuadro 3. Frecuencia génica (p), alteración de "p" en función de la selección (Δp), promedios de las poblaciones en los sucesivos ciclos de selección, respuestas a la selección (RS), varianza genética (σ_g^2), y estimativas de " t " y de " I_1 " para poblaciones biparentales, sintetizadas involucrando un progenitor élite y otro no élite, Caso 1, y solamente progenitores élites, Caso 2.

Generación	p	Δp	Promedio		RS		σ_g^2		t		I_1	
			Caso 1	Caso 2	Caso 1	Caso 2	Caso 1	Caso 2	Caso 1	Caso 2	Caso 1	Caso 2
0	0,500	-	100,0	112,0	-	-	10,000	4,000	1450	44	20,0	21,2
1	0,600	0,100	104,0	113,6	4,0	1,6	9,6000	3,8400	148	16	21,0	21,4
2	0,690	0,090	107,6	115,0	3,6	1,4	8,5560	3,4224	32	8	21,5	21,4
3	0,770	0,080	110,8	116,3	3,2	1,3	7,0840	2,8336	11	4	21,5	21,2
4	0,830	0,060	113,2	117,3	2,4	1,0	5,6440	2,2576	6	3	21,4	21,0
5	0,880	0,050	115,2	118,1	2,0	0,8	4,2240	1,6896	3	2	21,1	20,8
6	0,920	0,040	116,8	118,7	1,6	0,6	2,9440	1,1776	2	2	20,8	20,5
7	0,950	0,030	118,0	119,2	1,2	0,5	1,9000	0,7600	2	1	20,5	20,3
8	0,970	0,020	118,8	119,5	0,8	0,3	1,1640	0,4656	1	1	20,3	20,2
9	0,980	0,010	119,2	119,7	0,4	0,2	0,7840	0,3136	1	1	20,2	20,1
10	0,985	0,005	119,4	119,8	0,2	0,1	0,5910	0,2364	1	1	20,2	20,1

Figura 1. Evolución del promedio de las dos poblaciones en diez ciclos de selección recurrente.



En cualquier población bajo evaluación, ¿cuántos individuos o familias de ella derivadas por autofecundación deberían evaluarse para que, admitiéndose un error inferior a 1%, se tenga por lo menos uno que supere el promedio de la población en dos desviaciones-patrón? ¿Cuántos loci con alelos favorables se espera que tenga este individuo para las dos poblaciones en estudio?

Para contestar la primera pregunta se supondrá que la característica en evaluación sigue la distribución normal, suposición común en el análisis de datos poblacionales. Se sabe que en esta distribución, cerca de 2,27% de los individuos se posicionan a la derecha del punto correspondiente al promedio (μ) más dos desviaciones-patrón (s), o sea $\mu + 2s$. Se puede entonces

separar los individuos de la población en dos clases, una que se posiciona a la derecha de $\mu + 2s$, con probabilidad $p_1 = 0,0227$, y la otra, a la izquierda de este mismo punto de referencia, con probabilidad $1-p_1 = 0,9773$. Con estas dos clases de individuos se trabaja nuevamente con la distribución binomial. Así, cuando se muestrean “ r ” individuos de una población, se tienen las posibilidades listadas en el Cuadro 4. Todas las “ r ” primeras posibilidades atienden a la situación deseada; solamente la última no lo es. Basta entonces, estimar el valor de “ r ” que torne la $(r+1)$ ésima probabilidad menor que 0,01, o sea:

$$C_r^0 p_1^0 (1-p_1)^r \leq 0,01$$

Como $C_r^0 p_1^0 = 1$, para cualquier valor de “ r ” y “ p_1 ”, se tiene:

$$(1-p_1)^r \leq 0,01 \quad (2)$$

Nuevamente, aplicándose logaritmo a la expresión (2), se obtiene:

$$\begin{aligned} r &= \log(0,01)/\log(1-p_1) \\ \therefore r &= \log(0,01)/\log(0,9773) \\ \therefore r &= 200,6 \end{aligned}$$

Por lo tanto, si se evalúa un número superior a 201 individuos o familias de ella derivadas por autofecundación, por lo menos uno de ellos superará el promedio de la población en dos o más desviaciones-patrón, en 99% de las veces que se realice esta evaluación.

Ahora, para responder la segunda pregunta es preciso estimar el número probable de loci con alelos favorables que deberá tener el individuo de mejor comportamiento de cada una de las poblaciones en estudio, considerando la evaluación de una muestra de 201 individuos.

Cuadro 4. Número de individuos que pueden posicionarse a la derecha de un punto de referencia de la distribución normal y las respectivas probabilidades de ocurrencia.

Serán considerados solamente los loci en segregación ($n = 20$ en la primera y $n = 8$, en la segunda), con frecuencia alélica (p) idéntica para todos estos "n" loci. Se sabe que en este caso, el número de loci con alelos favorables entre los individuos sigue una distribución binomial con promedio $m = np_2$ y varianza $= np_2(1-p_2)$.

Considerando cada loci de manera separada, el valor de p_2 está dado por $p_2 = 1 - (1-p)^2$, siendo "p" los valores relacionados en el Cuadro 3. Se sabe también que cuando "n" es grande, la distribución binomial se asoma de la normal y, en esta situación, el número de loci con alelos favorables en un individuo puede estimarse por $I_i = m + c$, siendo "c" el valor de la abscisa correspondiente a la posición de ese individuo, en una

Posibilidad	Número de individuos que se posicionan a la derecha del punto de referencia	Probabilidad
1	r individuos (todos)	$C_r p_1^r (1-p_1)^0$
2	r-1 individuos	$C_{r-1} p_1^{r-1} (1-p_1)^1$
3	r-2 individuos	$C_{r-2} p_1^{r-2} (1-p_1)^2$
4	r-3 individuos	$C_{r-3} p_1^{r-3} (1-p_1)^3$
$r-1$	2 individuos	$C_r^2 p_1^2 (1-p_1)^{r-2}$
R	1 individuo	$C_r^1 p_1^1 (1-p_1)^{r-1}$
$r+1$	0 individuo (ninguno)	$C_r^0 p_1^0 (1-p_1)^r$

clasificación descendiente de todos los individuos de la muestra, en cuanto al número de loci con alelos favorables (Morais, 2001). Así, para una población con una muestra de 201 individuos, el valor de "c" correspondiente al primer individuo de mayor número de alelos favorables está dado por el valor de la abscisa en el punto de truncamiento para un porcentual de selección $w = 1/201 = 0,00497$. El valor de "c" puede obtenerse explorando cuadros de referentes de la distribución normal patrón que existen en los compendios de estadística, como el ejemplo de Pimentel Gomes (1978). Con ese procedimiento, se obtuvo el valor de $c = 2,58$.

Todos los valores de I_1 , estimados por la expresión de arriba para las dos poblaciones (Caso 1 y Caso 2), se encuentran en las dos últimas columnas del Cuadro 3. Se esperaba que para la primera población, el valor de I_1 , estimado fuera 20, ya que el valor de "r" es de solamente 201, mucho inferior al valor de t_1 , para $p = 0,5$, del mismo Cuadro.

Probablemente, las inconformidades de los valores de I_1 , estimados se originarán del hecho de considerar la distribución binomial como distribución normal para valores de "n" tan bajo como 8 y 20. Se atribuye, por ejemplo, el valor 100 a "n" y se considera $p = 0,6$ ($p_2 = 0,84$) y, los valores de t_1 y I_1 , estimados pasan a ser respectivamente 257.874.460,2 y 93. Para 100 loci en segregación

con frecuencia de los alelos favorables $p = 0,6$, idéntica para todos los loci, se debe muestrear casi 258 millones, más de lo que tiene la población brasileña, para que, al nivel de 99% de probabilidad, se incluyera por lo menos un individuo con alelo favorable en todos los 100 loci.

Por otro lado, en caso de que muestrearan 201 individuos, el de mejor comportamiento para la característica en consideración debería cargar alelos favorables en 93 loci, admitiendo las mismas frecuencias de errores.

Poblaciones multiparentales

Hasta aquí se ha considerado una población resultante de un cruzamiento biparental. ¿Cuáles serían las ventajas de involucrar varios progenitores en la síntesis de una población? Normalmente se imagina que con varios progenitores se consigue mayor variación. Esto no siempre es verdad. Para cualquier número de loci en segregación, se pueden identificar dos progenitores contrastantes con respecto a estos mismos loci. Así se conseguiría mayor variación porque las frecuencias alélicas, para los loci segregantes serían, invariablemente, intermedias. Antes de listar las ventajas de los cruzamientos multiparentales, se analizarán algunas de sus características en cuanto a su constitución genética. Ya sea la misma característica considerada

para las poblaciones biparentales hasta ahora analizadas, o ya sea, condicionada por la expresión de genes de 20 loci, sin la presencia de interacción epistática de cualquier naturaleza, en este caso sería posible involucrar en su constitución hasta

$$C_{20}^{16} = 4.845 \text{ progenitores.}$$

Estos progenitores tendrán alelos favorables en 16 de los 20 loci disponibles e igualmente divergentes con relación a un mayor número de loci. Todos estos presentarían promedios similares (112, en el caso), para la característica en consideración.

En caso de analizarse los

$$C_{4845}^2 = 11.734.790 \text{ posibles, cada uno de ellos presentaría las mismas características de la población biparental del Caso 2, o sea frecuencia alélica intermedia y promedio igual a 112 y todas las demás características de estas derivadas.}$$

Considerada en su conjunto esta población multiparental hipotética también presentaría promedio igual a 112, pero su frecuencia alélica inicial sería espectacularmente superior.

Esto demuestra que una población especial como ésta, constituida por "n" progenitores homocigotos, cada uno de ellos con alelos favorables en "s" loci, presentaría una frecuencia alélica inicial dada por:

$$p = (C_{n-1}^{s-1}) / (C_n^s)$$

Sustituyendo "n" y "s" por, respectivamente 20 y 16, se obtiene: $p = 0,80$.

Involucrar un mayor número de progenitores sería aún más ventajoso, sino se aumentase paralelamente el número de loci en segregación, en lugar de tener parte de ellos fijados con alelos favorables, como se observó en la población 2, constituida solamente de dos progenitores elites divergentes.

La selección ya se iniciaría en una población base de alto valor, ahorrando tiempo y recursos para lograr el objetivo final. La población, desde el inicio del proceso selectivo ya sería promisoria como fuente de líneas, que en autógamas representan la forma utilizable comercialmente. En promedio, uno de cada 8 individuos de la población S_0 cargaría alelos favorables en todos los 20 loci.

En caso de que esta población fuera sometida a la autofecundación hasta la homocigosis plena, la frecuencia de planta con mejor comportamiento, con todos los 20 alelos deseados en homocigosis, sería de 1:397 (una en 397) y, por lo tanto, aún fácilmente identificada, por la utilización de experimentos con delineamientos adecuados.

Su comportamiento en un proceso selectivo sería similar al de la población 2 del Cuadro 3, a partir de una fase intermedia a los ciclos 3 y 4.

CONSIDERACIONES FINALES

Para finalizar se hace énfasis en dos aspectos importantes para quienes trabajan con el mejoramiento poblacional, no solamente en arroz, pero en cualquier otro cultivo. Son ellos:

- En el mejoramiento genético se debe buscar utilizar procedimientos que incrementen la variabilidad genética de las poblaciones de trabajo, pero que no conduzcan a una reducción del promedio de las características de interés.
- La utilización de un mayor número de progenitores élites y divergentes genéticamente permiten la obtención de una mayor frecuencia génica inicial y una mayor probabilidad de tener una población base con alelos favorables en todos los loci de interés.

REFERENCIAS

- Chaves, L. J. 1997. Criterios para escoger progenitores para programa de selección recurrente. En: Guimarães, E. P. (ed.). Selección recurrente en arroz. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 13-24.
- Châtel 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.
- Falconer, D. S. 1987. Introdução à genética quantitativa. Trad. Martinho de Alemida e Silva e José Carlos Silva. Universidade Federal de Viçosa (UFV), Viçosa, Brasil. 219 p.
- Fehr, W. R. 1987. Principles of cultivar development: Theory and technique, vol. 1. Mac Millan Publishing, Nueva York, USA. 536 p.
- Morais, O. P. de. 1997. Tamaño efectivo de la población. En: Guimarães, E. P. (ed.). Selección recurrente en arroz. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 25-44.
- Morais, O. P. de. 2001. Seleção recorrente em aotógamas. (on line) 1º Congresso Brasileiro de Melhoramento de Plantas. Goiânia-GO, 3 a 5 de abril de 2001. Sociedade Brasileira de Melhoramento de Plantas. Disponible via World Wide Web <http://www.sbmp.org.br>.
- Pimentel Gomes, F. 1978. Iniciação à estatística. Editora Nobel, São Paulo, Brasil. 211 p.
- Ramalho, M. A. P. 1997. Melhoramento do Feijoeiro. En: Abreu, A. de F. B.; Gonçalves, F. M. A.; Marques Jr. O. G.; y Ribeiro, P. H. E. (eds.). Simpósio sobre Atualização en Genética e Melhoramento de Plantas. Anais. Universidade Federal de Lavras (UFLA), Lavras, Brasil. p. 167-196.
- Vencovsky, R. y Barriga, P. 1992. Genética biométrica no fitomelhoramento. Revista Brasileira de Genética, Ribeirão Preto, Brasil. 496 p.

CAPÍTULO 3



Indice de Selección en Programas de Mejoramiento Poblacional

Isaias Olivio Geraldí

Profesor del Departamento de Genética de la “Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz” (ESALQ), Universidade de São Paulo (USP). Caixa Postal 83, 13400-970, Piracicaba, São Paulo, Brasil.
Correo electrónico: iogerald@esalq.usp.br

Contenido

Resumen

Abstract

Introducción

Principios básicos del uso de los índices de selección

Respuesta a la selección basada en los índices

Ejemplo del empleo del índice

Consideraciones finales

Referencias

RESUMEN

En los programas de mejoramiento poblacional, en general, se consideran varias características al tiempo. Debido a la ocurrencia de la correlación genética, las características no pueden seleccionarse de manera individual, ya que el mejoramiento para una podría cambiar los promedios de otras de una manera indeseable. La alternativa es el uso de índices de selección que evalúan el valor genotípico total de los individuos (familias) para varias características. Los índices de selección se utilizaron en el pasado en programas de mejoramiento de especies alógamas, pero sólo recientemente su uso se ha considerado en especies autógamas. Para obtener los índices de selección es necesario la evaluación de familias de la población base, eso para estimar los parámetros genéticos y fenotípicos tales como heredabilidad y coeficientes genéticos de correlación para el conjunto de características considerado. Como ejemplo se utilizó un experimento basado en familias de medios-hermanos en maíz, las cuales se evaluaron para las características número de ramificaciones de la espiga (NB) y producción de granos (GY), que estaban altamente correlacionadas ($r_G = -0.719$). Los resultados muestran que la respuesta a la selección con base en los índices sería de alrededor del 30% mayor que aquellos basados en características individualmente (selección para mayor GY o menor NB) para el mejoramiento de la producción de granos, mostrando claramente la ventaja de los índices de selección sobre la selección individual. Se recomienda enfáticamente que los fitomejoradores de arroz consideren los índices de selección en programas de mejoramiento para características como rendimiento de grano, calidad de grano y resistencia a enfermedad. También se aconseja que los fitomejoradores lleven a cabo estudios básicos para la estimación de parámetros genéticos y fenotípicos con el fin de conocer la relación entre características agronómicas y de importancia económica en arroz.

SELECTION INDEX IN POPULATION BREEDING PROGRAMMES

ABSTRACT

In population breeding programmes, several traits are usually considered at the same time. Because genetic correlation occurs, traits cannot be selected on an individual basis, as improving one could change the means of others in an undesirable way. The alternative is to use selection indices, which evaluate the total genotypic value of individuals (families) for several traits. In the past, plant breeding programmes used selection indices for allogamous species and, only recently, have been using them for autogamous species. To obtain selection index, families from the base population must be evaluated to estimate genetic and phenotypic parameters such as heritability and genetic correlation coefficients for the set of traits being considered. For example, in an experiment on half-sib families of maize, the traits tassel branch number (NB) and grain yield (GY) were evaluated and found to be highly and negatively correlated ($r_G = -0.719$). Results showed that response to selection based on indices would be about 30% higher than for selection based on individual traits (selection for higher GY or lower NB) for grain yield improvement, thus demonstrating the advantage of selection indices over individual-trait selection. We strongly recommend that rice breeders (1) consider selection index in breeding programmes for traits such as grain yield, grain quality, and disease resistance; and (2) carry out basic studies to estimate genetic and phenotypic parameters, and thus discover the relationship among traits of agronomic and economic importance.

INTRODUCCIÓN

En los programas de mejoramiento poblacional, durante el proceso de selección de las familias, en general, los fitomejoradores consideran varios caracteres al mismo tiempo que, casi siempre poseen grados variados de importancia agronómica y económica. Debido a la existencia de correlaciones genéticas entre caracteres, esos no pueden ser considerados separadamente en la selección para evitar que el mejoramiento para uno de ellos produzca cambios en los demás, en el sentido contrario al deseado. En arroz, por ejemplo, si solamente se selecciona para mayor número de granos por panícula, con seguridad las mejores familias tendrán panículas más pequeñas o granos de menor peso.

La alternativa metodológica de que disponen los fitomejoradores para contrarrestar ese tipo de problema son los índices de selección (Hazel, 1943). La importancia de éstos está en que evalúan los méritos de los individuos con relación a los varios caracteres. La selección basada en índices posibilita maximizar el progreso con la selección o para un conjunto de caracteres. En la realidad, la selección basada en índices refleja no solamente el progreso con la selección directa,

sino también aquel indirecto debido a la selección practicada en otros caracteres.

En este capítulo se describirán los principios básicos para la construcción y uso de los índices de selección y cómo se calcula el progreso cuando son aplicados estos principios. Se presentará además un ejemplo práctico de su uso en el mejoramiento poblacional y se incluirán algunas consideraciones generales para los fitomejoradores que exploran los recursos genéticos del arroz mediante el uso del mejoramiento poblacional.

PRINCIPIOS BÁSICOS DEL USO DE ÍNDICE DE SELECCIÓN

Para la construcción de los índices es necesario inicialmente el conocimiento de las correlaciones genéticas y fenotípicas entre los caracteres. Es necesario, por lo tanto, el uso de algún tipo de delineamiento genético (algun tipo de familia) y experimental que posibilite la obtención de estimativas de varianzas y covarianzas genéticas y fenotípicas entre los caracteres y, en consecuencia, los coeficientes de heredabilidad y de correlaciones genéticas y fenotípicas de los mismos. En el caso particular del mejoramiento poblacional mediante la selección recurrente es necesaria la estimación de los componentes de varianza y covarianza genéticas aditiva pues estos están

directamente relacionados con los progresos en la selección. El tipo más común de estructura familiar utilizada para la obtención de tales estimaciones son las familias de medios-hermanos dado que éstas posibilitan la estimación de los parámetros mencionados.

En los programas de mejoramiento poblacional, la selección se basa en las evaluaciones fenotípicas de los diversos caracteres que con frecuencia se obtienen de promedios de varias repeticiones. Esto es llevado a cabo para minimizar la influencia del error experimental y, en consecuencia, aumentar la precisión de esos promedios. En otras palabras, se puede decir que $\bar{F}_j = G_j + \bar{E}_j$, y que, por lo tanto, el valor fenotípico promedio se asoma al valor genotípico.

Cuando se consideran varios caracteres al mismo tiempo se debe obtener el valor genotípico (G_j) de cada familia para los varios caracteres, es decir (Baker, 1986):

$$G_j = a_1 G_{1j} + a_2 G_{2j} + \dots + a_m G_{mj} = \sum a_i G_{ij}$$

En esta expresión, los valores a_i 's corresponden a los pesos relativos atribuidos a los diversos caracteres según su importancia agronómica o económica, y G_j al valor genotípico de la familia j ($j = 1, 2, \dots, n$).

El problema que se presenta es que no se conocen los valores

de G_j 's, sino solamente los valores aproximados de estos que son los valores fenotípicos

\bar{F}_j 's. De esa manera, para cada individuo (familia) se obtiene un índice de selección con base en los valores fenotípicos, es decir:

$$I_j = b_1 \bar{F}_{1j} + b_2 \bar{F}_{2j} + \dots + b_m \bar{F}_{mj} = \sum b_i \bar{F}_{ij}$$

En esta expresión, los b_i 's corresponden a los pesos de los valores fenotípicos (que se van a estimar) y los \bar{F}_j 's corresponden a los valores fenotípicos promedios de las familias.

Una vez atribuidos los pesos iniciales (a_i 's) a cada carácter, la obtención de las estimaciones de los b_i 's se hace de tal manera que se maximice la correlación entre G_j y I_j . Es decir, el valor $r(G_j, I_j)$ debe ser el máximo posible. Bajo tales condiciones se tiene un conjunto de ecuaciones lineares del tipo:

$$GA = FB$$

En éstas:

G es la matriz de las varianzas y covarianzas genéticas.

F es la matriz de las varianzas y covarianzas fenotípicas.

A es el vector de los pesos atribuidos a los valores genotípicos.

B es el vector de los pesos de los valores fenotípicos que se van a estimar.

La solución de este sistema matricial está dada por:

$$\hat{B} = F^{-1}GA$$

En ésta F^{-1} es la matriz inversa de F .

El vector B estimado genera, por lo tanto, los pesos relativos de los valores fenotípicos ($\hat{b}_1, \hat{b}_2, \dots, \hat{b}_m$), permitiendo la obtención de los índices para cada familia.

RESPUESTA A LA SELECCIÓN BASADA EN LOS ÍNDICES

La expresión del progreso esperado con la selección, o de la respuesta a la selección en un carácter, está dada por (Falconer y Mackay, 1996):

$$Rs = ds(Cov_{MH})/\sigma_M^2$$

En ésta:

Rs es la respuesta a la selección o el progreso esperado con la selección.

ds es el diferencial de selección relacionado con la intensidad de selección aplicada al carácter.

Cov_{MH} es la covarianza entre progenitores (madres) y descendientes (hijos), que es de naturaleza genética pues los progenitores y descendientes están en ambientes diferentes y, por lo tanto, no están correlacionados. Además, ésta puede expresarse como una varianza genética pues se trata de selección y respuesta en el mismo carácter (X o Y).

σ_M^2 es la varianza fenotípica de la unidad de selección (plantas madres).

Por lo tanto, esta respuesta se expresa:

$$Rs = ds\sigma_G^2 / \sigma_F^2$$

En ésta:

σ_G^2 es la varianza genética del carácter.

σ_F^2 es la varianza fenotípica de la unidad de selección (plantas madres), que son promedios de familias.

De manera análoga, cuando la selección se practica en un carácter (X), pero la respuesta se evalúa en otro carácter (Y), que está correlacionado, se obtiene la respuesta correlacionada a la selección (RCs), es decir:

$$RCs = ds(Cov_{MH})/\sigma_M^2$$

En ésta:

Cov_{MH} es la covarianza entre progenitores (madres) y descendientes (hijos), que también es de naturaleza genética. Esta, sin embargo, corresponde a una covarianza genética, pues se refiere a la respuesta en un carácter (Y) debido a la selección en otro (X). Así tenemos:

$$RCs = dsCov_G / \sigma_F^2$$

Como esta respuesta involucra dos caracteres, lo más correcto es representarla de la siguiente manera:

$$Rs_{Y/X} = ds_X Cov_{G_{XY}} / \sigma_{F_X}^2$$

En ésta:

$Rs_{Y/X}$ es la respuesta a la selección en el carácter Y debida a la selección realizada

en el carácter X (respuesta correlacionada).

ds_x es el diferencial de selección, que se practica en X.

$Cov_{G_{XY}}$ es la covarianza genética entre los caracteres X y Y.

$\sigma_{F_x}^2$ es la varianza fenotípica de la unidad de selección (plantas madres), que son promedios de familias para el carácter X.

No obstante, cuando la selección se basa en índices, esta expresión obviamente es más compleja pues se tiene un conjunto de caracteres bajo selección (Henderson, 1963).

Siguiendo con el mismo razonamiento, el progreso con la selección en un carácter Y, debido la selección basada en un índice (I), involucra varios caracteres, es decir:

$$Rs_{Y/I} = ds_I Cov_{G_{IY}} / \sigma_{F_I}^2$$

En ésta:

$Rs_{Y/I}$ es la respuesta a la selección en el carácter Y debido a la selección realizada en el índice I (respuesta correlacionada).

ds_I es el diferencial de selección que se practica en el índice.

$Cov_{G_{IY}}$ es la covarianza genética entre el índice I y el carácter Y.

$\sigma_{F_I}^2$ es la varianza fenotípica de la unidad de selección (plantas madres), que son promedios de familias para el índice I.

Consideremos como ilustración un índice hecho de solamente dos caracteres: X y Y.

La expresión deducida anteriormente para el índice es:

$$I_j = b_1 \bar{F}_{xj} + b_2 \bar{F}_{yj} + \dots + b_m \bar{F}_{mj}$$

Para el caso de solamente dos caracteres (X y Y) ésta se reduce a:

$$I_j = b_1 \bar{F}_{xj} + b_2 \bar{F}_{yj}$$

En ésta:

I_j es el índice (valor fenotípico) de la familia j.

b_1 y b_2 son los pesos atribuidos a los caracteres X y Y.

\bar{F}_{xj} y \bar{F}_{yj} son los valores fenotípicos promedios de los caracteres X y Y en la familia j.

Sustituyendo el valor del índice en las expresiones de

$Cov_{G_{IY}}$ y de $\sigma_{F_I}^2$, tenemos:

$$Cov_{G_{IY}} = Cov_{G[b_1 \bar{F}_{xj} + b_2 \bar{F}_{yj}] [Y]} =$$

$$b_1 Cov_{G_{XY}} + b_2 \sigma_{G_Y}^2$$

$$\sigma_{F_I}^2 = \sigma_{F[b_1 \bar{F}_{xj} + b_2 \bar{F}_{yj}]}^2 =$$

$$b_1 \sigma_{F_x}^2 + b_2 \sigma_{F_y}^2 + 2b_1 b_2 Cov_{F_{xy}}$$

Por lo tanto:

$$Rs_{Y/I} = ds_I [b_1 Cov_{G_{XY}} + b_2 \sigma_{G_Y}^2] / [b_1^2 \sigma_{F_x}^2 + b_2^2 \sigma_{F_y}^2 + 2b_1 b_2 Cov_{F_{xy}}]$$

En ésta:

$Rs_{Y/I}$ es la respuesta a la selección en Y, debido a la selección practicada en el índice.

ds_I es el diferencial de selección del índice.

$Cov_{G_{XY}}$ es la covarianza genética entre X y Y.

$\text{Cov}_{F_{XY}}$ es la covarianza fenotípica entre promedios de familias entre X y Y.

$\sigma_{G_Y}^2$ es la varianza genética de Y.

$\sigma_{F_X}^2$ es la varianza fenotípica entre los promedios de las familias de X.

$\sigma_{F_Y}^2$ es la varianza fenotípica entre los promedios de las familias de Y.

Es importante tener en cuenta que en los programas de mejoramiento poblacional mediante la selección recurrente la varianza y covarianza genética, componentes del numerador del progreso con selección, son funciones de las varianzas y covarianzas genéticas aditivas de la población de referencia, esto, considerando dos caracteres, quiere decir:

$\sigma_{A_X}^2$, $\sigma_{A_Y}^2$ y $\text{Cov}_{A_{XY}}$.

Así, solamente la varianza y la covarianza genéticas aditivas son responsables del progreso con

selección. Esto es que la covarianza entre progenitores y descendientes es función de la varianza genética aditiva para el progreso con la selección directa, y de la covarianza genética aditiva entre los caracteres para el progreso con la selección indirecta (respuesta correlacionada).

Para los diferentes esquemas selectivos tenemos diferentes coeficientes de parentesco (c), que relacionan las varianzas y covarianzas genéticas entre familias a las varianzas y covarianzas aditivas de la población de referencia, según se observa en el Cuadro 1, para algunos esquemas de selección. Así para el caso de selección entre los promedios de las familias de medios-hermanos con recombinación de semillas remanentes, "c" es igual a 1/4 y, por lo tanto:

$$\sigma_G^2 = (1/4) \sigma_A^2 \quad \text{y} \quad \text{Cov}_G = (1/4) \text{Cov}_A$$

En caso de que la recombinación se haga con las familias de

Cuadro 1. Coeficientes de parentesco (c) asociado a algunos esquemas selectivos basados en la evaluación de familias, con selección en los dos sexos.

Tipo de familia	US ¹	UR ¹	c ²
Medios-hermanos (MH)	MH	MH	1/4
Medios-hermanos (MH)	MH	S ₁	1/2
Hermanos germanos (HG)	HG	HG	1/2
Autofecundación (F_3)	F_3	F_3	1

1. US representa la unidad de selección y UR representa la unidad de recombinación
2. c relaciona el numerador de la respuesta a la selección a la varianza y covarianza aditiva de la población de referencia.

autofecundación (S_1), entonces "c" es igual a $1/2$ y, por lo tanto:
 $\sigma_G^2 = (1/2)\sigma_A^2$ y $\text{Cov}_G = (1/2)\text{Cov}_A$
 esto es que el progreso con la selección se duplica.

En el caso particular de evaluación de familias de medios-hermanos, la estimativa de la varianza genética entre familias $\hat{\sigma}_G^2$ es una estimativa directa de $(1/4)\sigma_A^2$. Lo mismo es válido para la covarianza, es decir que $\hat{\text{Cov}}_G = (1/4) \text{Cov}_A$.

Todas las expresiones de respuesta a la selección se presentaron utilizando el diferencial de selección en unidades del carácter (ds). Este puede sustituirse por el diferencial de selección estandarizado (k), donde $k = ds/\sigma_F$ y σ_F es la desviación estándar de la unidad de selección, componente del denominador. La ventaja es que el coeficiente "k" se puede obtener de las tablas y así la respuesta a la selección para un carácter es:

$$Rs = k\sigma_G^2 / \sigma_F$$

El mismo razonamiento es válido para las demás expresiones de respuesta a la selección que se han presentado.

EJEMPLO DEL EMPLEO DEL ÍNDICE

Los datos que se presentan en el siguiente ejemplo son originales de un experimento de maíz con 40 familias de medios-hermanos, pero el mismo

racionamiento es válido para dos caracteres de arroz. Los materiales se evaluaron en un experimento conducido en bloques al azar con tres repeticiones y parcelas lineares de 10 metros, espaciadas de 1 metro, con 50 plantas en el stand ideal. Se evaluaron los caracteres número de ramificaciones de la espiga (NR, que es el carácter X) y producción de granos (PG, que es el carácter Y). De los análisis de varianza individuales de los dos caracteres y del análisis de covarianza entre ellos se estimaron los parámetros que se presentan en el Cuadro 2.

En el Cuadro 2 se observa que NR tiene heredabilidad más alta (79,9%) que PG (37,9%). Se observa también que los dos caracteres están altamente correlacionados en el sentido contrario ($r_G = -0,719$). Esto indica que en el control de los mismos están involucrados muchos locis en común (pleiotropia) y que, en consecuencia, gran parte de la variación genética en uno de ellos se explica por la variación del otro.

Para propósitos de mejoramiento, NR no tiene importancia agronómica o económica y, por lo tanto, el aumento de la producción de granos de la población puede conseguirse a través de la selección para aumento del PG (mejoramiento directo) o de la selección para reducción de NR (mejoramiento indirecto). Dado

Cuadro 2. Estimativas de los parámetros promedio, varianza genética entre familias, varianza fenotípica entre promedios de familias, coeficiente de heredabilidad entre promedios de familias, covarianza genética entre familias, covarianza fenotípica entre promedios de familias, correlación genética entre familias y correlación fenotípica entre promedios de familias, entre los caracteres número de ramificaciones de la espiga (NR) y producción de granos (PG).

Parámetro	NR (X)	PG (Y)	NR x PG
Promedio	18,7	134,4	-
$\hat{\sigma}_G^2$	3,7568	119,7227	-
$\hat{\sigma}_F^2$	4,6982	315,7038	-
$h_X^2 \%$	79,9	37,9	-
\hat{Cov}_G	-	-	-15,2518
\hat{Cov}_F	-	-	-9,3004
r_G	-	-	-0,719
r_F	-	-	-0,241
Unidad	Ram/pl	g/pl	Ram.g/pl

que los dos caracteres están altamente correlacionados, los dos procesos deben acarrear incrementos en la producción de granos. Sin embargo, un índice de selección que involucra los dos caracteres debe ser más eficiente para esa finalidad, tal como se presenta a continuación.

En este ejemplo se considera que NR no tiene importancia agronómica o económica, y así se le puede atribuir un peso igual a cero. De esa manera, se atribuyen los siguientes pesos iniciales que harán parte del vector de los valores genotípicos, según el proceso que se ha presentado:

$$a_1 = 0 \text{ (NR)} \text{ y } a_2 = 1 \text{ (PG)}$$

Al considerar las estimativas de los parámetros del Cuadro 2, tenemos la siguiente representación matricial del sistema ($GA = FB$):

$$\begin{bmatrix} 3,7568 & -15,2518 \\ -15,2518 & 119,7227 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 0 \\ 1 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 4,6982 & -9,3004 \\ -9,3004 & 315,7038 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} b_1 \\ b_2 \end{bmatrix}$$

A través de la solución del sistema $\hat{B} = F^{-1}GA$ se obtiene:

$$\hat{B} = \begin{bmatrix} -2,6501 \\ 0,3012 \end{bmatrix}$$

Esto es $b_1 = -2,6501$ y $b_2 = 0,3012$. El índice (I_j), por lo tanto, es:

$$I_j = -2,6501 X + 0,3012 Y, \text{ o}$$

$$I_j = -2,6501 NR + 0,3012 PG$$

Cuadro 3. Promedios de número de ramificaciones de la espiga (NR: ram/pl), producción de granos (PG: g/pl) e índices ($I = -2,6502 \text{ NR} + 0,3012 \text{ PG}$) de las 40 familias.

Familia (j)	NR	PG	Índice
1	16,6	120,6	-7,673
2	16,4	129,2	-4,554
3	18,5	123,3	-11,896
4	18,1	149,6	-2,915
5	18,1	130,8	-8,577
6	18,2	137,1	-6,945
7	18,9	99,0	-20,274
8	21,0	145,1	-11,956
9	17,9	124,7	-9,884
10	17,7	127,4	-8,541
11	14,7	150,2	6,276
12	24,9	120,6	-29,670
13	21,0	101,7	-25,026
14	17,1	132,1	-5,535
15	19,6	146,1	-7,945
16	16,5	141,5	-1,114
17	16,9	162,0	3,999
18	17,1	149,3	-0,355
19	19,7	133,7	-11,944
20	20,7	86,5	-28,808
21	21,0	152,7	-9,667
22	16,7	138,7	-2,488
23	20,8	138,7	-13,353
24	20,5	129,0	-15,479
25	19,4	137,0	-10,155
26	19,1	97,1	-21,376
27	18,0	132,2	-7,890
28	20,4	150,0	-8,890
29	19,0	176,0	2,650
30	20,2	135,3	-12,787
31	17,8	163,6	2,096
32	21,7	130,9	-18,087
33	19,8	134,7	-11,908
34	15,4	116,0	-5,879
35	23,2	134,9	-20,858
36	15,8	156,7	5,318
37	15,8	141,0	0,590
38	18,1	132,1	-8,186
39	18,1	133,9	-7,643
40	17,6	136,4	-5,565
Media	18,7	134,4	-9,072

Aquí se puede observar un hecho interesante: aunque inicialmente se haya atribuido un peso nulo para NR ($a_1 = 0$), este carácter aparece en la composición del índice, ya que está correlacionado con el carácter de interés (PG).

En el Cuadro 3 se presentan las medias de los dos caracteres (NR y PG) de las 40 familias de medios-hermanos y también el índice de cada una de ellas, obtenido con la ecuación anterior. La razón para que la mayoría de los índices sea negativo es que b_1 es negativo. El análisis de este Cuadro permite visualizar algunos aspectos interesantes. Las familias superiores en cuanto al índice son aquellas que presentan NR menores y PG mayores (familias 11, 17 y 36, por ejemplo) y las familias inferiores son aquellas que presentan NR mayores y PG menores (familias

12, 13 y 20, por ejemplo). La familia 29, que es la más productiva, clasifica en el cuarto lugar el índice por presentar un NR alrededor de la media. De las dos familias clasificadas como peores por el índice, una presenta el mayor NR (familia 12), mientras que la otra presenta la más baja producción de grano (familia 20).

Ahora se tienen tres criterios para practicar selección en busca del incremento de PG:

1. Selección para menor NR (selección indirecta).
2. Selección para mayor PG (selección directa).
3. Selección para mayor I₁ (selección combinada).

En el Cuadro 4 se presentan las familias seleccionadas y la media de éstas para cada criterio considerando un porcentaje de selección de 20% (selección de ocho familias). Se observa que

Cuadro 4. Familias seleccionadas y promedio de las familias seleccionadas por los tres criterios de selección.

Criterio de selección	Familias seleccionadas	Promedio
1: Selección para < NR	01 02 11 16 22 34 36 37	16,0 ram/pl
2: Selección para > PG	04 11 17 21 28 29 31 36	157,6 g/pl
3: Selección para > Índice	11 16 17 18 29 31 36 37	2,432 ram.g/pl

Cuadro 5. Respuestas esperadas con selección en la producción de granos, en porcentaje de la media de la población original para los tres criterios de selección.

Criterio de selección	Rs en PG %
1: Selección para < NR	6,52
2: Selección para > PG	6,55
3: Selección para > Índice	8,56

de las ocho familias seleccionadas por el índice, cuatro están incluidas en el criterio 1 (selección para menor NR) y cinco en el criterio 2 (selección para mayor PG), con alguna coincidencia entre los criterios 1 y 2. La coincidencia entre los tres criterios ocurrió solamente para dos familias (familias 11 y 36). Una que se mostró superior por el índice (familia 18) no habría sido seleccionada por los criterios de selección individuales. Eso ocurre porque esta familia no está en el grupo de las ocho mejores para ninguno de los caracteres, pero presenta su superioridad cuando se combinan los dos caracteres.

En el Cuadro 5 se presentan las estimativas de las respuestas esperadas en PG, con selección por los tres criterios, considerando el método de selección entre promedios de familias de medios-hermanos con recombinación de semillas remanentes, y utilizando las estimativas del Cuadro 2.

Se observa que los dos primeros criterios proveen estimativas muy próximas a la respuesta esperada en la producción de granos. Esto es que la selección para menor NR es tan eficiente cuando la selección es mayor para PG (6,52% y 6,55%, respectivamente). Eso es posible siempre que los dos caracteres estén genéticamente bien

correlacionados y el carácter indirecto de selección tenga heredabilidad más alta. Según Falconer y Mackay (1996), la selección indirecta producirá resultados mejores siempre que

$\sqrt{h_x^2 \cdot r_{Gxy}}$ sea mayor que $\sqrt{h_y^2}$. En el ejemplo en cuestión,

$\sqrt{0,799 \cdot 0,719} > \sqrt{0,379}$ y, por lo tanto, R_s_{yx} debe ser ligeramente superior a R_s_y .

De otro lado, la respuesta esperada en la producción de granos debida a la selección practicada en el índice fue 30,9% superior a la media de las respuestas esperadas con selección basada en los dos caracteres aisladamente (8,56% vs. 6,54%). Eso es posible de esperarse ya que los índices identifican a las familias que mejor combinan los dos caracteres (bajo NR y alto PG), en el sentido de maximizar la respuesta en la producción de granos.

CONSIDERACIONES FINALES

En el ejemplo se ilustró de manera bien clara la ventaja del uso de los índices de selección cuando se dispone de estimaciones precisas de los parámetros genéticos y fenotípicos de una población de referencia. En el mismo tampoco hubo dificultad en la atribución de los pesos a los valores genotípicos (a_i 's), pues se consideraron solamente dos caracteres, uno de importancia económica y el otro

no. No obstante, se debe considerar que con frecuencia el índice debe estar compuesto por más que dos caracteres, con algún tipo de importancia agronómica o económica. En arroz, por ejemplo, constantemente se consideran de manera simultánea los caracteres rendimiento de grano, calidad de grano y resistencia a enfermedades. En tales casos, es difícil atribuir los pesos iniciales, pues ello se hace de una manera un tanto arbitraria. En la actualidad, las facilidades que ofrecen los computadores ayudan mucho en esa tarea. Se pueden así utilizar varias combinaciones de pesos para los diferentes caracteres, construir los índices y estimar las respuestas a la selección en los diferentes caracteres en un tiempo bastante rápido, y permitiendo escoger el índice más apropiado.

Tal como se demostró, para la obtención de los índices son necesarias las estimaciones de componentes de varianza de cada carácter y las de componentes de covarianza entre los caracteres dos a dos. Para eso se requiere el uso de delineamientos genéticos (algún tipo de familia), lo cual no siempre es fácil, en particular en especies autógamas donde la realización de cruzamientos controlados es más difícil, como en arroz, soya, frijol, trigo, etc. Aún, debido a la importancia que

se ha dado al mejoramiento poblacional en los últimos años, se da un mayor énfasis a la obtención de poblaciones en equilibrio, lo cual posibilita la obtención de tales estimativas. De esa manera, se espera que el uso de índices de selección, que es más común en especies alógamas y animales, se utilice con mayor frecuencia en el futuro en especies autógamas, permitiendo la conducción de programas de mejoramiento poblacional más eficientes.

Los fitomejoradores que están utilizando el mejoramiento poblacional en arroz mediante la selección recurrente con frecuencia toman decisiones con respecto a qué familias seleccionar para crear la nueva y mejorada población. En general, esas decisiones se están basando en las experiencias de los mismos con el cultivo y con el comportamiento de los diferentes caracteres que están bajo selección. Se han observado ganancias para caracteres específicos como las reportadas por Guimarães y Correa-Victoria (1997) para Piricularia o por Borrero *et al.* (2000) para el Virus de la Hoja Blanca.

La propuesta de este capítulo es para que estos fitomejoradores consideren los índices de selección como parte integral de sus trabajos, lo cual con seguridad ayudará a incrementar los progresos observados hasta el momento,

como lo propusieron Ferreira *et al.* (2000) en el desarrollo de poblaciones resistentes a tres plagas importantes del cultivo del arroz. Otra posibilidad sería utilizar los índices de selección para mejorar la producción de granos y simultáneamente mantener o aumentar el nivel de resistencia a las enfermedades y la calidad de grano.

Con este capítulo se espera estimular a los fitomejoradores de arroz que trabajan con mejoramiento poblacional a efectuar trabajos para estimar los parámetros genéticos y fenotípicos de las poblaciones para obtener índices de selección. Es importante considerar que no siempre es necesario realizar trabajos específicos para este fin, ya que estos pueden realizarse de manera paralela al mejoramiento poblacional. Así, cuando se evalúan las familias en experimentos con repeticiones, con facilidad se pueden obtener las estimativas de parámetros genéticos y fenotípicos, a partir de la evaluación de los caracteres de importancia. Como ya se observó anteriormente, el mejor tipo de familia para este fin son las de medios-hermanos, pues éstas permiten obtener estimativas de varianza y covarianza genéticas aditivas.

Como la obtención de familias de medios-hermanos no siempre es viable en especies autógamas, se puede optar, por

ejemplo, por el uso de familias $F_{2,3}$, es decir, familias F_3 derivadas de plantas F_2 , muy comunes en especies autógamas. Éstas, aunque no ofrecen estimativas directas de varianza y covarianza genéticas aditivas, permiten obtener estimativas aproximadas de éstas. Cabe resaltar que este tipo de trabajo es bastante apropiado para la elaboración de tesis por alumnos de postgrado. Así, se sugiere que aquellos programas de mejoramiento que utilizan el método poblacional y que están relacionados a programas de postgrado incentiven los alumnos a realizar sus investigaciones en esta área.

Finalmente caben sugerir alternativas para aquellos programas que no tienen condiciones para llevar a cabo trabajos para estimar parámetros genéticos y fenotípicos. En tales casos, la literatura puede proveer información sobre las magnitudes de las heredabilidades y de las correlaciones genéticas entre caracteres, y en consecuencia, en la toma de decisiones relacionadas con la selección simultánea de varios caracteres. Con esos datos los fitomejoradores pueden practicar la selección utilizando un índice subjetivo, con base también en su experiencia con la población. Tal información es en particular útil cuando el sentido de la correlación es contrario al del interés del fitomejorador. Esto es

por ejemplo cuando la correlación es negativa, pero el interés es seleccionar los dos caracteres en el mismo sentido (aumentar o disminuir); o cuando la correlación es positiva, pero el interés es seleccionar los dos caracteres en sentido contrario (aumentar uno y disminuir el otro). En tales casos, por más subjetivo que sea, el fitomejorador debe seleccionar considerando algún índice, pues en caso contrario, inevitablemente el mejoramiento para un carácter acarrearía la alteración del otro en el sentido no deseado. En arroz, como en la gran mayoría de los cultivos, el objetivo principal es obtener ganancias en el incremento del rendimiento de grano; sin embargo, la selección practicada solamente para esa característica constantemente conlleva al incremento de la susceptibilidad a enfermedades y/o problemas en la calidad de los granos.

REFERENCIAS

- Baker, R. J. 1986. Selection indices in plant breeding. Boca Raton: CRC Press, 218 p.
- Borrero, J.; Châtel, M; y Triana, M. 2000. Mejoramiento poblacional del arroz irrigado con énfasis en el Virus de la Hoja Blanca. En: Guimarães, E.P. (ed). Avances en el mejoramiento poblacional en arroz. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 105-118.

Falconer, D. S. y Mackay, T. F. C. 1996. Introduction to Quantitative Genetics. Longman Scientifical & Technical. 464 p.

Ferreira, E.; Bresegheello, F.; y Castro, E. M. 2000. CNA-8: Población de arroz de tierras altas bajo mejoramiento poblacional para resistencia a plagas iniciales. En: Guimarães, E. P. (ed). Avances en el mejoramiento poblacional en arroz. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 255-268.

Guimarães, E. P. y Correa-Victoria, F. 1997. Utilización de la selección recurrente para desarrollar resistencia a *Pyricularia grisea* Sacc. en arroz. En: Guimarães, E. P. (ed.). Selección recurrente en arroz. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 165-175.

Hazel, L. N. 1943. The genetics basis for constructing selection indices. Genetics 28:476-90.

Henderson, C. R. 1963. Selection index and expected genetic advances. En: Hanson, W. D. y Robison, H. F. Statistical genetics and plant breeding. National Academy of Sciences, p. 141-163. (Publ. 982 Natl. Res. Counc. Publ.).

CAPÍTULO 4



Uso de Marcadores Moleculares para el Manejo de Poblaciones de Arroz Mejoradas Mediante la Selección Recurrente

Brigitte Courtois

Brigitte Courtois¹

Denis Filloux²

Nourollah Ahmadi²

Jean-Louis Noyer¹

Claire Billot¹

Elcio Perpétuo Guimaraes³

1. Investigador del CIRAD-Amis, TA40/03, Avenue Agropolis, 34398 Montpellier Cedex 5, France.

2. Investigador del CIRAD-CA, TA70/03, Avenue Agropolis, 34398 Montpellier Cedex 5, France.

3. Investigador de "Embrapa Arroz e Feijão", actualmente en la "Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación" (FAO), Senior Officer Cereal/Crops Breeding, Viale delle Terme di Caracalla, 00100 Roma, Italia.

Correo electrónico: elcio.guimaraes@fao.org

Contenido

Resumen

Abstract

Introducción

Diferentes tipos de marcadores moleculares

Marcadores moleculares para estudios de diversidad

Marcadores moleculares para mapeo y selección asistida por marcadores

Possible utilización en programas de mejoramiento poblacional

- Selección de progenitores y creación de la población base
- Optimización del número de ciclos de recombinación
- Efecto del mejoramiento de la población en la diversidad genética
- Localización del gen de androesterilidad y evaluación del arrastre de ligamiento
- Selección asistida por marcadores en poblaciones de selección recurrente

Conclusión

Referencias

RESUMEN

Los programas de mejoramiento genético del arroz mediante la selección recurrente han hecho poco uso de los marcadores moleculares, que podrían ser muy útiles para contestar algunas preguntas metodológicas. Este trabajo describe los principales tipos de marcadores moleculares, presenta una breve descripción de las técnicas utilizadas con éstos y compara sus respectivas ventajas y desventajas. Los marcadores moleculares se pueden utilizar en programas de mejoramiento genético para estudiar diversidad genética, o para mapeo y selección asistida. Se incluyen ejemplos más detallados de posibles utilizaciones de marcadores en un programa de selección recurrente en arroz. Un primer aspecto podría ser para mejorar la elección de los progenitores que constituirán la población, maximizando la diversidad genética entre ellos. Otra posibilidad sería optimizar el número de ciclos de recombinación mediante la evaluación de la evolución de la desviación de la panmixia en poblaciones de ciclos sucesivos. Los marcadores podrían usarse para evaluar el efecto del mejoramiento poblacional sobre la diversidad genética comparando los varios ciclos de recurrencia entre ellos o con patrones conocidos de diversidad. Los marcadores podrían ayudar a confirmar la localización del gen de androesterilidad utilizado para intercruzar y evaluar el alcance y la naturaleza del arrastre de ligamiento ("drag linkage") que podría acompañar su uso. Los marcadores también se usan para detectar características de control genético cuantitativo (QTL) y manipular alelos en estos QTLs mediante selección asistida por marcadores.

USING MOLECULAR MARKERS TO MANAGE RICE POPULATIONS IMPROVED THROUGH RECURRENT SELECTION

ABSTRACT

Programmes for the genetic improvement of rice populations through recurrent selection have made little use of molecular markers, even though they could be very helpful in answering some methodological questions. This paper describes major types of molecular markers, and briefly reviews techniques for their use, comparing their respective advantages and drawbacks. Molecular markers can be used in genetic improvement programmes for studying genetic diversity, mapping or marker-assisted selection. Detailed examples are given of the possible uses of markers in a recurrent selection programme for rice, including (1) improved selection of parents constituting the population—their genetic diversity would be maximized; (2) optimising the number of recombination cycles by assessing the evolution of deviation in the panmixia in populations of successive cycles; (3) assessing the effect of population improvement on genetic diversity by comparing the various cycles of recurrent selection or known patterns of diversity; (4) helping to confirm the location of the male sterility gene used for intercrossing and assessing the extent and nature of linkage drag accompanying its use; and (5) detecting quantitative trait loci (QTLs) and manipulating the alleles at these QTLs through marker-assisted selection.

INTRODUCCIÓN

Los programas de mejoramiento genético de América Latina han sido muy exitosos en el desarrollo de líneas productivas de arroz utilizando el método de selección conocido como pedigrí. Algunos buenos ejemplos son las variedades CICA 8, desarrollada en Colombia para el ecosistema de riego, o Maravilha, desarrollada en Brasil para el ecosistema de secano. Aunque el método de pedigrí se adapta bien para especies autógamas recientemente se ha presentado preocupación con respecto a la sostenibilidad del progreso genético con tal esquema de mejoramiento. La selección utilizando el pedigrí, en general, se basa en un número limitado de progenitores élitres que con frecuencia se relacionan unos con otros. Se efectúa una selección en las progenies a lo largo de generaciones hasta fijar completamente el material. Sólo unas pocas líneas élite son, entonces, utilizadas para nuevas rondas de cruzamientos reduciendo, por lo tanto, el tamaño efectivo de la población para el próximo ciclo de mejoramiento. Guimarães *et al.* (1996) presentaron un ejemplo de ello cuando analizaron el programa de arroz de secano del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia.

El riesgo a largo plazo con la selección mediante el método de pedigrí es una base genética reducida y ganancias genéticas pequeñas. Cuevas-Pérez *et al.* (1992) y Rangel *et al.* (1996) mostraron que la base genética de las nuevas variedades de arroz se estaba estrechando en América Latina. Santos *et al.* (1992), Breseghello *et al.* (1999), y Rangel *et al.* (2000) demostraron que el progreso genético en diversos programas de mejoramiento de arroz estaba disminuyendo con el tiempo.

El desarrollo de poblaciones con una base genética amplia y el uso de métodos de mejoramiento que permiten una acumulación continua de alelos favorables pueden contrarrestar estas desventajas.

El mejoramiento de la población a través de selección recurrente se adapta a esta descripción. En 1984 la "Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuaria" (Embrapa Arroz e Feijão) y el "Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement" (CIRAD) comenzaron a desarrollar poblaciones de arroz con una base genética amplia utilizando el gen recesivo de androesterilidad de la IR36 producido por Singh e Ikehashi (1981) para facilitar la recombinación. Desde entonces, varios países han venido utilizando la metodología en la región (Guimarães, 2000) y en

otros sitios (Châtel y Guimarães, 1997; Courtois *et al.*, 1997; Tao *et al.*, 2000).

Un programa de mejoramiento poblacional mediante la selección recurrente comprende varias etapas:

- Desarrollo de una población de base amplia (llamada acervo genético).
- Extracción al azar de progenies autofecundadas de la población (en general de progenies S₁ o S₂ obtenidas después de una y dos generaciones de autofecundación, respectivamente).
- Selección entre estas progenies.
- Intercruzamientos de las mejores progenies o individuos para constituir la próxima población (llamada 'población de selección recurrente').

Algunas preguntas metodológicas pueden estar relacionadas con ese proceso: ¿Cómo elegir progenitores para constituir el acervo genético? ¿Cuántos ciclos de intercruzamiento se necesitan para obtener un buen nivel de recombinación? ¿Qué tanto reduce la diversidad genética de la población el proceso de selección recurrente en, comparación con el método de pedigrí y en qué dirección empuja el cambio? ¿Cómo seleccionar las mejores progenies? Estas preguntas, que pueden organizarse alrededor de dos

temas —diversidad dentro y entre poblaciones y selección— hasta ahora han recibido poca atención en el cultivo del arroz.

Los marcadores moleculares pueden ayudar a encontrar estas respuestas. La tecnología de marcadores moleculares ha experimentado desarrollos importantes en los años noventa y ahora representa una poderosa herramienta analítica de fácil acceso a los fitomejoradores. Los marcadores moleculares se han usado para tratar una gama de eventos en el mejoramiento de la planta como:

- Asegurar concordancia de híbridos F₁ o identidad varietal.
- Comprender el control genético de características simples o cuantitativas.
- Efectuar selección asistida por marcadores para introducir genes o QTLs, o construir genotipos.
- Realizar estudios de diversidad (modelos de domesticación, estructura de especies cultivadas y sus patógenos, verificación de hibridización y programas de mejoramiento convencionales o programas de selección recurrente, evaluación de desequilibrio de ligación, y flujo de genes).

Hasta ahora, sin embargo, con excepción de los estudios de Ferreira *et al.* (2000) y de Filloux (2001), se ha hecho poco uso de los marcadores moleculares en el marco de programas de selección

recurrente en arroz. El objetivo de este trabajo es presentar posibles usos de los marcadores moleculares en el marco de los programas de selección recurrente e ilustrar estos con ejemplos cuando ello sea posible. No se revisarán de manera extensiva todas las posibilidades, sino se enfatizará en unos pocos puntos de interés inmediato para los fitomejoradores, a saber: constitución de acervos genéticos y seguimiento de la evolución de la diversidad; optimización del número de ciclos de intercruzamiento; efecto del gen de androesterilidad de la IR36 y, finalmente, posibilidades de detección de QTL y seguimiento en tales poblaciones.

DIFERENTES TIPOS DE MARCADORES MOLECULARES

Antes de discutir cómo pueden ser útiles las herramientas moleculares en programas de mejoramiento poblacional mediante la selección recurrente, se describirán los diferentes tipos de marcadores presentando sus respectivas cualidades y limitaciones. La gama de marcadores moleculares disponibles se ha ampliado de manera rápida. Los más comunes son: polimorfismo en el tamaño de los fragmentos de restricción (RFLP), polimorfismo de la longitud de los fragmentos amplificados (AFLP), ADN polimórfico amplificado al

azar (RAPD) y repetición de secuencias discretas o marcadores microsatélite (SSR). El polimorfismo en un único nucleótido (SNPs) es el más nuevo de ellos. Sus tecnologías respectivas han sido revisadas por Karp *et al.* (1997) y por DeVienne (1998). No hay jerarquía absoluta entre marcadores, todos tienen ventajas y desventajas las cuales se presentan en el Cuadro 1.

La elección de un tipo de marcador dependerá por lo tanto de los objetivos del usuario y se determinará caso por caso. Los marcadores RFLP, desde el punto de vista histórico, fueron los primeros en utilizarse. La técnica involucra digestión del ADN utilizando una enzima de restricción; los fragmentos se separan mediante un gel de electroforesis y se transfieren a un filtro para la hibridización con sondas marcadas con radioactividad. Dado que se seleccionaron copias únicas, los marcadores RFLP son locus específico y co-dominantes. Su polimorfismo se debe a variaciones en los sitios de restricción. La posición en el mapa de los cebadores más utilizados es conocida en las especies de interés. Los marcadores RFLP son tecnológicamente muy exigentes y requieren grandes cantidades de buena calidad de ADN, lo que explica por qué han sido poco a poco sustituidos por los que se

Cuadro 1. Resumen de las características más importantes de los principales tipos de marcadores moleculares.

Característica	RFLP	SSR	AFLP	RAPD	SNPs
Tipo de Revelación	Mono locus	Mono locus	Multi loci	Multi loci	Mono locus
Alelismo	Co-dominante	Co-dominante	Dominante	Dominante	Co-dominante
Tipo de polimorfismo	Secuencia	Sin repeticiones	Secuencia	Secuencia	Secuencia
Nivel de polimorfismo	Bueno	Excelente	Excelente	Bueno	Excelente
Polimorfismo en el locus	2 a 5 alelos	Múltiples alelos	Presencia/ ausencia	Presencia/ ausencia	2 alelos
Cantidad de ADN	Grande	Limitada	Limitada	Limitada	Limitada
Calidad del ADN	Buena	Sin restricciones	Buena	Buena	Buena
Reproducibilidad	Buena	Buena	Buena	Baja	Buena
Tiempo	Largo	Rápido cuando el marcador está definido	Rápido	Rápido	Rápido cuando el marcador está definido
Costo	Costoso	Medio	Medio	Medio	Costoso ¹
Tecnicidad	Media	Baja	Media	Media	Elevada ¹

1. Tanto costo como tecnicidad son altamente dependientes del método de revelación elegido y, por lo tanto, del nivel de la salida esperada.

basan en PCR (reacción en cadena de la polimerasa).

En el genoma existe un ADN abundante que se denominó 'microsatélite', y que consiste de repeticiones en tandem de di- a penta-nucleótido. Su polimorfismo yace en la variación del número de repeticiones, quizás debido a errores durante la repetición. En un primer acercamiento parecen estar bajo presión selectiva. Se supone que la técnica amplíe la secuencia microsatélite utilizando los nucleótidos de hibridización en sus regiones flanqueadoras, separe los fragmentos sobre el gel de agarosa o de acrilamida y presente las bandas utilizando EtB para geles de agarosa o manchas de plata, radioisótopos o fluorescencia (secuencia

automática) para los geles acrilamidos. Los marcadores microsatélite tienen múltiples ventajas. Se basan en marcadores PCR con pocos requerimientos en términos de cantidad y calidad de ADN. Son co-dominantes y debido a la alta tasa de mutación son muy polimórficos, con gran número de alelos por locus. Son abundantes y están bien distribuidos en el genoma. Su limitación principal es el alto costo para su desarrollo. En el arroz, sin embargo, están disponibles y localizados más de 2700 marcadores microsatélites con los nucleótidos y condiciones técnicas necesarias para su ampliación en el mapa genético (Wu y Tanksley, 1993; Akagi *et al.*, 1996; Panaud *et al.*, 1996;

Chen *et al.*, 1997; Temnykh *et al.*, 2000 y 2001; McCouch *et al.*, 2002). Para cada uno de ellos se encuentran disponibles bases de datos como Gramene (<http://www.gramene.org>) con indicaciones generales sobre la diversidad alélica que existe dentro de *O. sativa*.

Desde el punto de vista tecnológico, los AFLP son marcadores intermedios entre los RFLPs y los microsatélites. La técnica combina el uso de enzimas de restricción y oligonucleótidos para PCR. El ADN se corta con dos enzimas de restricción, una de corte muy frecuente y otra de corte poco frecuente, siguen con un ligamiento con los oligonucleótidos de extremos compatible con las enzimas utilizadas y la ampliación por PCR (Vos *et al.*, 1995). Los pasos de revelación y separación son idénticos a aquellos de los microsatélites. Sobre un gel de AFLP se revelan muchas bandas de manera simultánea. Cada banda se asimila al alelo en un locus específico con dos formas (presencia o ausencia). Los AFLPs son marcadores dominantes. Los polimorfismos se deben a mutaciones de punto en los sitios de restricción. Contrario a las dos clases anteriores de marcadores, comprobar su posición en el mapa no es algo directo. Ellos pueden no estar distribuidos al azar a lo largo del genoma sino

más bien agrupados en algunas áreas. Sin embargo, incluso con tales desventajas, éstos son muy útiles cuando se quiere observar un gran número de marcadores polimórficos.

En lo que concierne a los marcadores RAPD, la técnica consiste en amplificar fragmentos de ADN de decanucleótidos definidos al azar para amplificar por PCR. Varias bandas se revelan de manera simultánea. Estos son marcadores dominantes. El polimorfismo se debe a secuencia de variaciones en el sitio de hidrólisis del nucleótido. Aunque ellos podrían parecer atractivos por la simplicidad de su uso, los problemas de reproductividad limitan su interés en comparación con otro tipo de marcadores (Jones *et al.*, 1997).

Los marcadores más recientes son de polimorfismo en un único nucleótido (SNPs) que corresponden a una base simple de sustitución en las secuencias. Estos son interesantes por su extrema densidad (uno cada 300 a 1500 pares de base en los humanos) que podría permitir monitorear los vínculos en distancias físicas muy cortas (Brookes, 1999, para un resumen). Sin embargo, muy pocos han sido desarrollados en arroz. El costo para su detección y validación es alto ya que necesitan un gran esfuerzo para ser secuenciados. Se utilizan diferentes técnicas de genotipaje

(Sylvänen, 2001), lo que puede presentar un alto costo (e.g. espectrometría de masa). Estos quizás se conviertan en marcadores muy difundidos, una vez se resuelvan estas limitaciones, ya que proveen una fina información genómica y tienen un potencial para automatización.

MARCADORES MOLECULARES PARA ESTUDIOS DE DIVERSIDAD

Los marcadores moleculares se pueden usar para estimar la diversidad genética entre variedades (por ejemplo, entre progenitores de un acervo genético o entre plantas extraídas de una población), así como también entre poblaciones (por ejemplo, entre ciclos de recombinación o para comparar poblaciones con puntos de referencia como conjuntos de líneas desarrollados por programas clásicos de mejoramiento, conjuntos de variedades comerciales locales, o colecciones de referencia). Esta información se puede utilizar en programas de mejoramiento poblacional a través de la selección recurrente para maximizar la diversidad dentro de poblaciones mediante cruzamientos de líneas con la mayor distancia genética, para manejar los pedigríes o ajustar estrategias a largo plazo de programas de mejoramiento.

Estudios de diversidad realizados en arroz mostraron que varios tipos de marcadores moleculares revelaron patrones estructurales muy similares a los microsatélites, dando una imagen ligeramente más borrosa de la estructura total, debido al alto polimorfismo y al número de alelos raros, pero una mejor visión del grupo de diversidad (Glaszmann *et al.*, 1999). La elección del tipo de marcadores tiene que adaptarse, por lo tanto, al nivel de polimorfismo y a la diversidad anticipada. En una situación de base genética estrecha donde se necesita resolución muy alta se deben preferir los marcadores microsatélites.

La característica dominante del marcador es también un punto importante. Los marcadores dominantes complican la estimación de los parámetros genéticos de la población con base en frecuencias alélicas (Linch y Milligan, 1994). Los marcadores co-dominantes facilitan la evaluación de heterogocidad en poblaciones alógamas lo cual también es una razón para que los marcadores microsatélites se hayan utilizado de manera amplia.

Los microsatélites, aunque presentan ventajas múltiples, tienen una desventaja vinculada a su alta tasa de mutación en la cual ninguno de los dos modelos clásicos de mutación están

realmente bien adaptados. Ello hace difícil computar distancias y obtener inferencias filogenéticas. Esta es, sin embargo, una desventaja limitante en un contexto donde la reconstitución filogenética es la meta principal.

No existe una regla definitiva para la elección del número de marcadores que se van a utilizar en un estudio de diversidad pero en arroz, en general, se adopta un número entre 12 y 24. Este es un rango seguro según Barry (2000) que estudió la diversidad de arroz de variedades de Guinea y mostró que con 12 a 6 marcadores microsatélites se obtuvieron patrones estructurales similares.

Un marcador por cromosoma o por brazo de cromosoma es una densidad de marcador razonable para asegurar la mejor cobertura posible del genoma y evitar predisposición ligada con la presencia de genes involucrados en selección gamética o zigótica, o en el control de características bajo selección en un cromosoma específico.

No hay evidencia de que tal distribución daría mejores resultados que una elección al azar de marcadores pero asegura que los marcadores elegidos no estén ligados.

Entre los marcadores posibles en cada brazo, los que revelan el mayor número de alelos en los antecedentes estudiados tienen que elegirse de

forma prioritaria, aunque evitando aquellos con una tasa de mutación muy alta que puede distorsionar los resultados.

MARCADORES MOLECULARES PARA MAPEO Y SELECCIÓN ASISTIDA POR MARCADORES

Los marcadores moleculares pueden utilizarse para ubicar genes importantes o QTLs en el genoma. Una vez identificados los marcadores estrechamente ligados, los alelos importantes en los genes pueden manipularse de forma indirecta seleccionando alelos específicos en los marcadores de los linderos. La selección asistida por marcadores puede reemplazar o, mejor, participar en la selección fenotípica y ayudar a mejorar la eficiencia del proceso de selección. Se requieren marcadores con posición conocida e inter espaciados con regularidad en el genoma. Para especies como el arroz, cuyo mapa genético se aproxima a 1800 cM, en un primer enfoque se necesitan entre 100 y 180 marcadores. Los marcadores RFLPs, los microsatélites y los AFLPs son interesantes en este contexto.

Por su simplicidad técnica, los marcadores microsatélites son en la actualidad, otra vez, los elegidos. Los AFLPs deben elegirse para mapeo rápido o para saturación de un mapa sobre los cuales los

microsatélites o los RFLPs dejan brechas. Una vez que se identifican los marcadores de interés para el gen/QTL, se necesitan marcadores basados en PCR para manipularlos mediante selección asistida por marcadores y en ese caso los microsatélites son irremplazables.

POSIBLE UTILIZACIÓN EN PROGRAMAS DE MEJORAMIENTO POBLACIONAL

Selección de progenitores y creación de la población base

La selección de los progenitores para constituir un acervo genético depende de los objetivos y de la estrategia de cada programa de mejoramiento. Tanto el número como la naturaleza de los progenitores son importantes. Un número grande de progenitores no es por sí mismo un indicador de una base genética amplia ya que algunos de ellos pueden compartir parte o la mayoría de su genoma. La relación genética entre progenitores es, por lo tanto, un aspecto importante pero no uno solo y directo para tomar en consideración. Hasta ahora, la relación genética se evaluaba con base en el pedigree de las líneas como lo hizo Graterol (2000). Los coeficientes de ascendencia son útiles pero tienen la limitación de que asumen que las variedades tradicionales están completamente no relacionadas y que ambos progenitores de un cruce único

contribuyen de manera igual a las progenies. Se sabe que ambas suposiciones están equivocadas. El arroz está muy estructurado y las variedades que pertenecen al mismo grupo varietal están genéticamente más cerca que variedades que pertenecen a grupos diferentes (Glaszmann, 1987). La contribución igual de ambos progenitores es raramente cierta en un contexto de selección donde los fitomejoradores desean favorecer un ideotípo.

Los marcadores moleculares son más informativos. A través de la determinación del alelo presente en los diversos marcadores en el conjunto de variedades a comparar, es posible establecer una matriz de similitud que ofrece un cuadro más verdadero de las relaciones entre variedades. Los índices clásicos de similitud para comparaciones entre variedades son índices de Dice o de Jaccard's para marcadores co-dominantes, marcadores o índices de Sokal y Michener's para los dominantes (Perrier *et al.*, 1999). De la matriz de similitud, después de la transformación para conseguir distancias, es posible producir una representación geométrica de la distancia entre variedades mediante diversas técnicas de agrupamiento como el "unweighted pair group" (UPGMA) que utiliza promedios o el método del vecino (árbol NJ).

La representación de los resultados es, en general, un dendrograma.

En Lorenzen *et al.* (1995) se pueden encontrar ejemplos recientes de evaluación de ascendencia con base en marcadores moleculares entre genotipos utilizados en programas de mejoramiento clásicos para soya; en Soleimani *et al.* (2002) para trigo durum; o en Lima *et al.* (2002) para caña de azúcar.

La información sobre ascendencia genética con base en marcadores neutros puede complementar datos sobre adaptación o características agronómicas de las variedades que representan genes útiles y permiten la selección de líneas a usar al final como progenitores de un acervo genético para maximizar su diversidad genética.

Ya existen ejemplos, aunque limitados, de intentos de uso de marcadores en tal contexto. Un conjunto de 12 marcadores isoenzimáticos se utilizó para evaluar distancias entre progenitores potenciales para crear una población de selección recurrente para mejorar para resistencia a Piricularia (Courtois *et al.*, 1997). Cuando se encontraron variedades estrechamente relacionadas, sólo se seleccionó un representante del grupo. Ferreira *et al.* (2000) utilizando marcadores RAPD, compararon los progenitores de la población CNA-5 y presentaron

datos que muestran la estrecha relación de algunos progenitores incluidos en la población base.

Optimización del número de ciclos de recombinación

Una pregunta importante para la constitución del acervo genético o, más adelante del proceso de selección recurrente para cruzar las progenies seleccionadas, es el número de ciclos de intercruzamientos para recombinar mejor los alelos de los progenitores. Es importante tener presente que el objetivo en este caso es la panmixia. De un trabajo teórico Hanson (1959) concluyó que eran necesarios tres intercruzamientos. Marín-Garavito (1994), trabajando sobre una población de selección recurrente, no encontró diferencias entre los fenotipos de uno a tres ciclos de recombinación. Ospina *et al.* (ver Capítulo 17 de esta publicación) tampoco encontraron diferencias entre uno y dos ciclos de recombinación. Tal pregunta puede responderse también mediante el uso de marcadores moleculares co-dominantes. Debe hacerse disponibles muestras de las poblaciones originales y semillas S₀ de los ciclos consecutivos de recombinación. Badan *et al.* (1998) y Geraldí y Souza (2000) usando promedios y varianzas de diversas poblaciones de arroz para varios caracteres demostraron que una población

de 200 plantas era adecuada. Este es el tamaño de muestreo que recomendaremos para evaluaciones adicionales.

Para cada marcador, las frecuencias alélicas y genotípicas en las poblaciones y el índice Nei de diversidad (Nei, 1972) pueden computarse. Estos datos se pueden utilizar para analizar las desviaciones de la panmixia empleando el índice de fijación de Wright.

Ferreira *et al.* (2000), utilizando siete marcadores microsatélites en una muestra de 60 plantas, indicaron que después de tres ciclos de recombinación, había una pérdida de alelos en la población CNA-5 en todos los loci. Entre tanto, había un aumento en la frecuencia de alelos contribuidos por la línea androestéril.

Por el contrario, Filloux (2001) utilizó 22 marcadores microsatélites en una muestra de 150 individuos extraídos de una población que experimentó cinco ciclos de recombinación. La ausencia total de déficit de heterogocidad ($F_{IS} = 0,001$) indicó que no había razón para sospechar de una desviación de la panmixia y que el intercruzamiento con el gen de androesterilidad respetó las leyes de Hardy-Weinberg. Algunos loci tomados de forma individual, sin embargo, mostraron desviación de la panmixia en exceso (RM13 y

RM222 en cromosomas 5 y 10) o déficit (RM261 en el cromosoma 4) de heterozigocidad.

Ambos estudios indicaron que la ubicación cromosomal de los marcadores elegidos para evaluar diversidad tuvo consecuencias. En un proceso de intercruzamiento, donde las semillas se cosechan solamente en las plantas androestériles, la selección se ejerce sobre el cromosoma portador del gen de androesterilidad de la IR36 y el arrastre de ligamiento afectaría por lo tanto a los marcadores ligados a este gen.

Para ir más allá y revisar la eficiencia de recombinación en romper ligamientos desfavorables, una estrategia posible podría ser seleccionar marcadores adicionales cercanos a los marcadores estudiados y comparar la segregación de este conjunto específico de marcadores en los ciclos sucesivos de recombinación. La evolución del desequilibrio de ligamiento entre marcadores de distancias físicas crecientes puede evaluarse a lo largo de varios ciclos. Las recombinaciones, si ellas ocurren normalmente, deberían romper de manera progresiva los ligamientos y el desequilibrio de ligamiento debería disminuir de ciclo a ciclo.

Para estudios de desequilibrio de ligamiento, los marcadores bialélicos están haciendo los análisis más fáciles

pero existen estadísticas para multialélicos siempre que por lo menos algunos alelos tengan una frecuencia alta. Podría realizarse un estudio de simulación para determinar cuántos marcadores se necesitarían y con qué espaciamiento para conseguir los resultados más pertinentes. Hay disponibilidad de marcadores estrechamente ligados a distancias físicas conocidas siguiendo las secuencias realizadas en arroz. Mediante el análisis de secuencia es posible encontrar marcadores microsatélites pertenecientes al mismo clone BCA que ofrece una resolución que debe ser satisfactoria para este tipo de estudio. Este tipo de caso podría extenderse al brazo del cromosoma para evitar predisposición ligada con la presencia de cualquier gen que afecte la recombinación del cromosoma en estudio.

La mayoría de los grupos que trabajan con el mejoramiento poblacional en arroz usan el gen de androesterilidad de la IR36 para facilitar la etapa de intercruzamiento. Sin embargo, el método de recombinación podría ser un factor que afecte los resultados y se podría desear evaluar su efecto utilizando una población hecha mediante cruzamientos manuales (como la población japónica PCT-4 del CIAT).

Efecto del mejoramiento de la población en la diversidad genética

Se están llevando a cabo varios proyectos de selección recurrente con base en evaluaciones de familia $S_{0:2}$ para mejorar diversas características de importancia agronómica. Se tienen ejemplos de resistencia a Piricularia (Guimarães, 2000), tolerancia a suelos ácidos (Ospina *et al.*, 2000) o rendimiento. El progreso para la(s) característica(s) bajo selección se evalúa, en general, después de unos pocos ciclos de selección recurrente mediante comparaciones fenotípicas entre la población inicial y las progenies derivadas del último ciclo. Es claro que la selección deliberada puede reducir la diversidad genética hasta un grado que depende de la variabilidad inicial y de la intensidad de selección. Puede no ser nocivo si los alelos desfavorables son los eliminados. La Información sobre el efecto de esta estrategia de selección sobre la diversidad genética total de las poblaciones, sin embargo, no está disponible. Dado que tales poblaciones, una vez mejoradas para una característica, se usarán para extraer líneas útiles para condiciones específicas, es importante que la diversidad genética que no estuvo bajo el objetivo de la selección no sea demasiado reducida.

Los marcadores moleculares pueden utilizarse para evaluar cuáles es el valor de reducción de la diversidad total comparando la diversidad entre varios ciclos de recurrencia de las poblaciones. Los marcadores pueden elegirse con base en la diversidad de sus alelos en las sub-especies utilizadas para construir la población (*índica* para los países tropicales, *japónica* para los templados). Para realizar tal estudio, debería haber disponibilidad de semillas S_0 de varios ciclos de recurrencia de la población con muestras de tamaño aproximado de 200 individuos. Los cambios en las frecuencias alélicas o fenotípicas pueden controlarse. Estos se derivarían de una mezcla de los efectos de deriva genética, contribución desigual de padres a las progenies, y selección. La deriva genética podría ser contrarrestada utilizando una muestra más grande. La contribución desigual puede o no ocurrir en un proceso de intercruzamiento al azar debido al gen de androesterilidad. Por lo tanto es importante utilizar semillas S_0 que resultan del intercruzamiento, más que los mismos padres o, mejor analizar ambas muestras para evaluar la importancia de este factor.

Otro punto es que sólo muestras únicas con el mismo nivel de autofecundación deben compararse (por ejemplo dos muestreos S_0 o dos muestras S_2). Un último punto importante para

un estudio retrospectivo que involucre padres es la disponibilidad de las mismas muestras de semillas que se utilizaron para componer la población. Se puede esperar que los resultados varíen de acuerdo con el tipo de herencia de las características bajo selección, que van de oligogénicas a altamente multigénicas. Por ejemplo, la acidez de los suelos está básicamente controlada por pocos genes importantes, si bien que algunos menores pueden afectar la característica. La resistencia a Piricularia está controlada por una acción combinada de una serie de genes mayores y menores relativamente conocidos ubicados en los 12 cromosomas del arroz. El potencial de rendimiento es una característica muy compleja resultante de una interacción de muchos genes menores. La selección afectará de manera diferente los cromosomas portadores de los genes bajo selección y a los cromosomas no portadores.

En el caso de la resistencia a Piricularia, cuya genética se entiende más o menos bien, genes mayores y menores se pueden ubicar relativamente cerca de los marcadores elegidos utilizando información disponible en la literatura. Esto permitiría evaluar en qué medida los resultados se ven afectados por el ligamiento con genes de resistencia conocidos.

En selección recurrente, las comparaciones se hacen no entre variedades sino entre poblaciones. El número de alelos y las frecuencias alélicas y genotípicas pueden medirse para cada marcador, lo que permitiría computar el índice de diversidad de Nei para cada uno de ellos y comparar los diversos ciclos. Las asociaciones alélicas se pueden evaluar utilizando análisis multivariados. Un análisis discriminante multivariado en una tabla de distancias (FATD) es una herramienta común que permite representar en un gráfico la posición de los ciclos sucesivos relativos a otros.

La comparación puede hacerse entre poblaciones pero también en contra de estándares de diversidad conocidos. Para el arroz se estableció una colección de referencia de 275 variedades llamada "mini-GB" para representar la diversidad total de *O. sativa*, utilizando isoenzimas, y criterios hidrológicos y geográficos (Glaszmann *et al.*, 1995) que podrían ser muy útiles para este propósito. Una parte importante de esta colección se ha caracterizado utilizando marcadores microsatélites (Filloux, 2001) y estos datos están disponibles en el CIRAD. Diferentes sub-muestras de esta colección, correspondientes a diferentes antecedentes genéticos, pueden utilizarse para comparaciones específicas (líneas *japónica*, líneas para

poblaciones templadas y líneas *índica* para tropicales).

Filloux (2001) ofrece un ejemplo. Analizó el polimorfismo de 22 marcadores microsatélites en una muestra de 150 individuos derivados de una población restauradora de fertilidad para obtener los elementos necesarios para optimizar un programa de híbridos de arroz. Comparó su diversidad con aquella de un conjunto de líneas androestériles (aquellas que están siendo utilizadas en el programa de híbrido de arroz) y con el grupo de *índica* del mini-GB. Los resultados mostraron que había 4,3 alelos por locus en promedio en la población restauradora y unos pocos se fijaron con heterocigocidad de 0,44. La población estaba mostrando diversidad, desde el punto de vista de número de alelos e índice de diversidad, igual a la mitad de la que existe en la colección *índica*. Los resultados no cambiaron si se reducía el número de microsatélites a diez, mostrando que puede ser posible reducir el número de loci estudiados.

Otro ejemplo es el trabajo hecho en Barbados en una población recurrente de caña de azúcar para mejorar su contenido de sucrosa (Alleyne, 2002). Las tasas de segregación de un conjunto de marcadores entre las variedades utilizadas como padres, y entre progenies derivadas de tres ciclos de

selección recurrente para contenido de sucrosa, se compararon para identificar marcadores sesgados que se suponía estaban ligados con contenido de sucrosa. Se eligieron los AFLPs por la necesidad de un gran número de marcadores para cubrir todo el genoma de esta especie poliploide. Debido al tiempo requerido para evaluar los geles de AFLP, sólo se registraron los geles que presentaban sesgos visibles. Doscientas de las 566 bandas AFLP que se marcaron mostraron un fuerte cambio en proporción de padres a progenies del tercer ciclo utilizando una prueba exacta de Fisher. El gráfico FATD confirmó este cambio con la mayoría de los padres en un lado del eje principal y las progenies en el otro. Los ciclos intermedios no se habían analizado pero sus genotipos habrían sido útiles para determinar los factores que ocasionaron el cambio (selección, deriva genética, contribución desigual de los padres a las progenies o combinación de estos factores). Por razones prácticas relacionadas con sus capacidades de floración, cruzamientos al azar no son posibles en la caña de azúcar. El arroz puede ser menos propenso a tales cambios rápidos.

Un último ejemplo lo ofrece De Koeyer *et al.* (2001) que midieron los cambios en las frecuencias alélicas durante siete

ciclos de selección recurrente para el rendimiento de grano en avena. Los cambios significativos se observaron pero la tendencia no era regular para todo los loci y algunos fueron inconsecuentes a lo largo de los ciclos. Ellos asumieron que estos cambios estaban directamente relacionados con la selección para rendimiento debido a la correlación entre frecuencias alélicas en estos loci y promedios de ciclo de las características agronómicas.

Localización del gen de androesterilidad y evaluación del arrastre de ligamiento

El gen de androesterilidad IR36 se ha utilizado en la mayoría de las poblaciones para facilitar los intercruzamientos. Los marcadores moleculares pueden utilizarse para localizar el gen en el genoma del arroz. Identificar un marcador co-dominante estrechamente ligado al gen de androesterilidad permitiría distinguir, entre plantas fértiles extraídas de poblaciones, aquellas heterocigotas para el gen de androesterilidad de aquellas homocigotas. Tal selección agilizaría la fijación de los alelos durante la etapa de derivación de líneas. El método más fácil para encontrar tal marcador es a través del análisis del masal segregante ("bulk segregant analysis") (Michelmore *et al.*, 1991). En este método se

constituyen dos ADNs masal segregantes, uno del acervo de ADN de diez plantas androestériles y otro de diez plantas fértiles. Los dos acervos se prueban para diferencias alélicas en un conjunto de marcadores. Cualquier método que permita probar de manera rápida un número grande de marcadores es aconsejable. Los marcadores AFLPs que son producidos en masa son la primera opción pero serían más difíciles de usar más adelante, y su posición en el mapa no es conocida directamente. Los marcadores microsatélites también pueden usarse para probar ligamiento. Estos no se producen de manera masiva pero son más fáciles de manejar y su posición es conocida. Con los marcadores microsatélites, el mapeo puede quizás realizarse de manera más eficiente en un proceso de dos etapas: la primera que permite una ubicación general, y la segunda que consiste en aumentar la densidad de marcador en la vecindad de los marcadores detectados primero. Los resultados preliminares utilizando el enfoque descrito mostraron que el gen de androesterilidad puede ubicarse en el brazo corto del cromosoma 2, cerca de RM154 (Filloux, datos inéditos).

El efecto del gen de androesterilidad de la IR36 en poblaciones de selección recurrente y el alcance y la

naturaleza del arrastre de ligamiento no son en realidad conocidos. Una revisión completa de la literatura para enumerar todos los QTLs identificados en la vecindad de la posición del gen, una vez confirmada, podría permitir una vista preliminar de las características que podrían resultar afectadas por la selección que favorece las plantas androestériles. Para evaluar el alcance del arrastre de ligamiento durante la fase de mejoramiento de la planta se requiere un trabajo adicional. Como la IR36 es una variedad *índica*, el mejor antecedente para estudiar el arrastre de ligamiento es una población *japónica*. Este estudio puede realizarse en un ciclo 0, el cual representa el peor caso en términos de arrastre de ligamiento. Una muestra de 200 plantas se escogerá y se determinarán sus genotipos en diez marcadores que circundan el gen de androesterilidad y que se extienden a intervalos de 50cM en ambos lados. Estos marcadores se escogerán según su capacidad para diferenciar los alelos de la *índica* de los de la *japónica*. El espaciamiento entre ellos puede optimizarse utilizando los resultados del estudio de recombinación. Se puede evaluar el tamaño en cM del segmento *índica* en cada una de las 200 plantas. Durante la fase de mejoramiento de la población, la cosecha llevada a

cabo sólo en plantas androestériles contribuirá a mantener los alelos IR36 en estos segmentos mientras, durante la extracción de líneas, la eliminación de los alelos de androsterilidad llevará a reemplazarlos.

Selección asistida por marcadores en poblaciones de selección recurrente

Uno de los usos más importantes de los marcadores moleculares ha sido localizar genes que controlan características agronómicas de interés en mapas genéticos densos e identificar los marcadores estrechamente ligados a estos genes. Para facilitar el enfoque de mapeo se desarrollaron poblaciones específicas bialélicas que resultaron de cruces entre líneas puras que correspondían a la más simple situación genética. Realizar el mapeo en una población de selección recurrente es más difícil ya que el número de posibles alelos por locus puede ser alto. Por ello es necesario evaluar el valor relativo de cada alelo. Puede no ser posible utilizar los métodos más avanzados para el análisis de QTL pero el análisis del marcador con base en ANOVA entre las clases diversas de marcadores es siempre posible.

El interés reciente junto con estudios de poblaciones naturales deberá traducirse en

mejoramientos en la metodología y en los métodos de detección. El tamaño de la población evaluada es importante ya que determina el poder de detección QTL. Los fitomejoradores usualmente están evaluando 200 familias $S_{0.2}$ durante la fase de selección. Esto puede ser un buen tamaño. Tal tipo de trabajo se hizo en la caña de azúcar con marcadores AFLP (Alleyne, 2002). La población estudiada estaba compuesta de 141 clones resultantes de tres ciclos de selección recurrente para contenido de sucrosa. Se utilizó el análisis de marcadores únicos para identificar aquellos ligados con el brix y al porcentaje de jugo de sucrosa. Los análisis se repitieron durante los tres años que se obtuvieron los datos. Cada año se detectaron QTLs pero debido a fuertes interacciones del genotipo con el ambiente, la posición de los QTLs no fue consistente de año a año, sin embargo, por lo menos un marcador se asoció significativamente con el brix a lo largo de los tres años. Estos resultados muestran la dificultad de identificar marcadores útiles para características de baja heredabilidad.

De Koyer *et al.* (2001) utilizaron marcadores RFLP para identificar QTLs ligados con rendimiento, altura de planta y floración en una población de selección recurrente de avena. Las localizaciones de los QTLs

fueron consistentes con aquellas detectadas en una población clásica de líneas recombinadas autofecundadas ("recombinant inbred lines"). Una vez que se identifiquen marcadores estrechamente ligados con características de interés, se deseará manipularlos. La selección asistida por marcadores está basada en el desequilibrio de ligamiento que se aumenta artificialmente mediante hibridación. Los cruzamientos inducen recombinaciones y disminuyen el desequilibrio de ligamiento en una población de selección recurrente. Por ello es necesario reevaluar la posición del QTL de manera regular, no en cada ciclo pero por lo menos cada dos, como sugirieron Hospital *et al.* (1997).

Esta re-evaluación puede no ser tan tediosa como parece ya que la evaluación fenotípica se realizaría de cualquier manera en un programa clásico de selección recurrente y la de genotipaje sería necesaria para evaluar los cambios en diversidad, pero está enfocada a áreas con QTLs detectados en la primera ronda de análisis.

El problema no se mantiene si el marcador polimórfico está directamente en el gen o genes de real interés. Pero esto supone trabajo extensivo para identificar tales genes mediante clonaje posicional ("positional cloning")

o enfoque de genes candidatos ("candidate gene approach").

El hecho de que la información fenotípica está disponible significa que varias estrategias más eficientes que la sola selección en datos moleculares puede utilizarse: la selección en genotipo seguida de selección en fenotipos para reducir costos o combinar selección en genotipo y fenotipo. La última solución es la más poderosa y resultará en una mayor respuesta a la selección (Dekkers y Hospital, 2002).

CONCLUSIÓN

Hemos mostrado que los marcadores moleculares podrían ser de real interés para evaluar y mantener la diversidad genética en poblaciones sometidas al mejoramiento mediante la selección recurrente.

A través de un proceso un poco más complicado, estos marcadores pueden ser útiles para ayudar en la selección, permitiendo obtener ganancias genéticas mayores.

Además, los marcadores pueden ayudar a responder preguntas metodológicas y a aumentar la eficiencia de la selección recurrente en arroz, aunque el mérito económico del uso del marcador no pueda ser siempre obvio cuando se consideran sólo los métodos de

mejoramiento basados en los fenotipos.

Con la disponibilidad de marcadores de PCR de simple uso, el costo de tales técnicas está disminuyendo de manera progresiva y puede llegar a ser razonable en el marco de programas de mejoramiento.

REFERENCIAS

- Akagi, H.; Yokozeki, Y.; Inagaki, A.; y Fujimara, T. 1996. Microsatellite DNA markers for rice chromosomes. *Theor. Appl. Genet.* 94:61-67.
- Alleyne, S. 2002. Identification of molecular markers linked with sucrose production in a recurrent selection population of sugar cane. Ph. D. Thesis, University of Barbados. 175 p.
- Badan, A. C.; Gerald, I. O.; Guimarães, E. P.; y Ospina-Rey, Y. 1998. Estimativa do tamanho efetivo de amostra ideal para caracterizar uma população de arroz para as características peso de panículas e peso de 100 grãos. *Genetics and Molecular Biology* 21:246.
- Barry, M. B. 2000. Diversité génétique de variétés locales de riz en Guinée. Analyse de la variabilité intra-variétale au moyen de marqueurs microsatellites. DEA Thesis, University of Rennes. 30 p.
- Bresegheello, F.; Rangel, P. H. N.; Morais, O. P. de. 1999. Ganhos de produtividade pelo melhoramento genético do arroz irrigado no Nordeste do Brasil. *Pesq. Agropec. Bras.* 34(3):399-407.
- Brookes, A. J. 1999. The essence of SNPs. *Gene* 234:177-186.
- Châtel, M. y Guimarães, E. P. 1997. Selección recurrente en arroz en África y Madagascar: Estado actual y progreso. En: Guimarães, E. P. (ed.). *Selección recurrente en arroz*. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 151-162.
- Chen, X.; Temnykh, S.; Xu, Y.; Cho, Y. G.; y McCouch, S. R. 1997. Development of microsatellite framework map providing genome coverage in rice. *Theor. Appl. Genet.* 95: 553-567.
- Courtois, B.; Nelson, R.; y Roumen, E. 1997. Creación de un acervo genético para mejorar la resistencia parcial a Piricularia en arroz de secano, mediante selección recurrente. En: Guimarães, E. P. (ed.). *Selección recurrente en arroz*. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p.189-202.
- 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.
- Dekkers, J. C. M. y Hospital, F. 2002. The use of molecular genetics in the improvement of agricultural populations. *Nat. Rev. Genetics* 3:22-31.
- De Koeyer, D. L.; Philips, R. L.; y Stuthman, D. D. 2001. Allelic shifts and quantitative trait loci in a recurrent selection population of oat. *Crop Sci.* 41:1228-1234.
- De Vienne, D. 1998. Les marqueurs moléculaires en génétique et biotechnologies végétales. INRA Editions, Paris, France. 200 p.

- Ferreira, M. E.; De Pentedo, M. I.; Brondani, C.; Belo, A.; Ferreira, M. A.; y Rangel, P. H. N. 2000. Caracterización y uso de marcadores RAPD y microsatélites en el monitoreo del programa de mejoramiento poblacional en arroz. En: Guimarães, E. P. (ed.). Avances en el mejoramiento poblacional en arroz. Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, Brasil. p. 37-62.
- Filloux, D. 2001. Analyse de la diversité génétique d'une population restauratrice de fertilité utilisée pour la création de variétés hybrides de riz. DEA Thesis, University of Montpellier, Francia. 17 p.
- Geraldi, I. O. y Souza, C. L. 2000. Muestreo genético para programas de mejoramiento poblacional. En: Guimarães, E. P. (ed.). Avances en el mejoramiento poblacional en arroz. Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, Brasil. p. 9-19.
- Glaszmann, J. C.; Mew, T.; Hibino, H.; Kim, C. K.; Vergel de Dios, T. I.; Vera Cruz, N. H.; Notteghem, J. L.; y Bonman, J. M. 1995. Molecular variation as diverse source of disease resistance in cultivated rice. En: Rice Genetics III, IRRI, Manila, Philippines. p. 460-465.
- Glaszmann, J. C. 1987. Isozymes and classification of Asian rice varieties. *Theor. Appl. Genet.* 74:21-30.
- Glaszmann, J. C.; Grivet, L.; Courtois, B.; Noyer, J. L.; Luc, C.; Jacquot, M.; Albar, L.; Ghesquière, A.; y Second, G. 1999. Le riz asiatique. En: Diversité génétique des plantes tropicales cultivées. Hamon P et al. (eds.), Cirad, Montpellier, France. p. 327-350.
- Graterol, M. E. J. 2000. Caracterización de poblaciones e introducción de variabilidad genética para iniciar un programa de mejoramiento poblacional del arroz en Venezuela. En: Guimarães, E. P. (ed.). Avances en el mejoramiento poblacional en arroz. Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, Brasil. p. 87-103.
- Guimarães, E. P.; Borrero, J.; y Ospina, Y. 1996. Genetic diversity of upland rice materials distributed in Latin America. *Pesq. Agropec. Bras.* 31(3):187-194.
- Guimarães, E. P. 2000. Mejoramiento poblacional del arroz en América Latina: Dónde estamos y para dónde vamos. En: Guimarães, E. P. (ed.). Avances en el mejoramiento poblacional en arroz. Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, Brasil. p. 299-311.
- Hanson, W. D. 1959. The breakup of initial linkage blocks under selection mating systems. *Genetics* 44:857-868.
- Hospital, F.; Moreau, L.; Lacoudre, F.; Charcosset, A.; y Gallais, A. 1997. More on the efficiency of marker-assisted selection. *Theor. Appl. Genet.* 95:1181-1189.
- Jones, C. J.; Edwards, K. J.; Castiglione, S.; Winfield, M. O.; Sala, F.; Van de Wiel, C.; Bredemeijer, G.; Vosman, B.; Matthes, M.; Daly, A.; Brettschneider, R.; Bettini, P.; Buiatti, M.; Maestri, E.; Malcevshi, A.; Narmiroli, N.; Aert, R.; Volckaert, G.; Rueda, J.; Linacero, R.; Vasquez, A.; y Karp, A. 1997. Reproducibility testing of RAPD, AFLP and SSR markers in plants by a network of European laboratories. *Molecular Breeding* 3:381-390.

- Karp, A.; Kresovich, S.; Bhat, K. V.; Ayad, W. G.; y Hodgkin, T. 1997. Molecular tools in plant genetic resources conservation: a guide to the technologies. International Plant Genetic Resources Institute (IBGRI) Technical Bulletin 2, Rome, Italy. 27 p.
- Lima, M. L. A.; Garcia, A. A. F.; Oliveira, K. M.; Matsuoka, S.; Arizono, H.; Souza, C. L. de; y Souza, A. P. de. 2002. Analysis of genetic similarity detected by AFLP and coefficient of parentage among genotypes of sugar cane. *Theor. Appl. Genet.* 104:30-38.
- Lorenzen, L. L.; Boutin, S.; Young, N.; Specht, J. E.; y Shoemaker, R. C. 1995. Soybean pedigree analysis using map-based molecular markers: I. Tracking RFLP markers in cultivars. *Crop Sci.* 35:1326-1336.
- Lynch, M. y Milligan, B. G. 1994. Analysis of population genetic structure suing RAPD markers. *Molecular Ecology* 3:91-99.
- Marin-Garavito, J. M. 1994. Efecto de número de ciclos de recombinación en la variabilidad de poblaciones de arroz (*Oryza sativa* L.). B.Sc. Tesis, Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias Agropecuarias de Palmira, Colombia. 50 p.
- McCouch, S. R.; Teytelman, L.; Xu, Y.; Lobos, K. B.; Clare, K.; Walton, M.; Fu, B.; Maghirang, R.; Li, Z.; Xing, Y.; Zhang, Q.; Kono, I.; Yano, M.; Fjellstrom; DeClerck, G.; Schneider, D.; Cartinhour, S.; Ware, D.; y Stein, L. 2002. Development of 2243 new SSR markers for rice by the International Rice Microsatellite Initiative. En: *Proceedings International Rice Congress, 16-20 September 2002, Beijing, China.* (in preparation).
- Michelmore, R. W.; Paran, I.; y Kesseli, R. V. 1991. Identification of markers linked to disease resistance genes by bulked segregant analysis: a rapid method to detect markers in specific genomic regions using segregating populations. *Proceedings Natl. Acad. Sci. USA.* 88:9282-9832.
- Nei, M. 1972. Genetic distance between populations. *Amer. Nat.* 106:283-292.
- Ospina, Y.; Châtel, M.; y Guimarães, E. P. 2000. Mejoramiento poblacional del arroz de sabanas. En: Guimarães, E. P. (ed.). *Avances en el mejoramiento poblacional en arroz.* Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, Brasil. p. 241-254.
- Panaud, O.; Chen, X.; y McCouch, S. R. 1996. Development of microsatellite markers and characterization of simple sequence length polymorphism (SSLP) in rice (*Oryza sativa* L.). *Molecular and General Genetics* 252:597-607.
- Perrier, X.; Flori, A.; y Bonnot, F. 1999. Les méthodes d'analyse des données. En: *Diversité génétique des plantes tropicales cultivées.* Hamon, P. et al. (ed.), Cirad, Montpellier, France. p. 43-76.
- 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. *Pesq. Agropec. Bras.* 31(5):349-357.
- Rangel, P. H. N.; Pereira, J. A.; Morais, O. P. de; y Guimarães, E. P. 2000. Ganhos para produtividade de grãos pelo melhoramento genético de arroz irrigado no meio norte do Brasil. *Pesq. Agropec. Bras.* 35(8):1595-1604.

- Santos, P. G.; Soares, P.; Soares, A. A.; y Morais, O. P. de. 1992. Estimativa do progresso genético do programa de melhoramento de arroz irrigado desenvolvido em Minas Gerais no período de 1974 a 1996. En: Anais da XXII Reunião da Cultura do Arroz Irrigado, 1997. Camburio, Santa Catarina, Brasil. p. 27-30.
- Singh, R. J.; e Ikehashi, H. 1981. Monogenic male-sterility in rice: Introduction, identification, and inheritance. *Crop Sci.* 21:286-289.
- Soleimani, V. D.; Baum, B. R.; y Johnson, D. A. 2002. AFLP and pedigree-based genetic diversity estimates in modern cultivars of durum wheat. *Theor. Appl. Genet.* 104:350-357.
- Syvänen, A. C. 2001. Assessing genetic variation: genotyping SNPs. *Nature Rev. Genetics* 12:930-942.
- Tao, D.; Hu, F.; Yang, Y.; Xu, P.; y Li, J. 2000. Yunnan, China: Mejoramiento poblacional del arroz para rendimiento de granos, resistencia a Piricularia, tolerancia al frío y calidad de grano. En: Guimarães, E. P. (ed.). *Avances en el mejoramiento poblacional en arroz*. Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, Brasil. p. 145-154.
- Temnykh, S.; DeClerck, G.; Lukashova, A.; Lipovih, L.; Cartinhour, S.; y McCouch, S. R. 2001. Computational and experimental analysis of microsatellites in rice: frequency, length variation, transposon association and genetic marker potential. *Genome Research* 1441-1452.
- Temnykh, S.; Park, W. D.; Ayres, N.; Cartinhour, S.; Hauck, N.; Lipovich, L.; Cho, Y. G.; Ishii, T.; y McCouch, S. R. 2000. Mapping and genome organization of microsatellite sequences in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor. Appl. Genet.* 100:697-712.
- Vos, P.; Hogers, R.; Bleeker, M.; Reijans, M.; Van de Lee, T.; Horne, M.; Fritters, A.; Pot, J.; Peleman, J.; Kupier, M.; y Zabeau, M. 1995. AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. *Nucl. Acids Res.* 23:4407-4414.
- Wu, K. S.; y Tanksley, S. D. 1993. Abundance, polymorphism and genetic mapping of microsatellites markers in rice. *Mol. Gen. Genet.* 241:225-235.

CAPÍTULO 5



Marcadores Moleculares como Herramientas para el Mejoramiento Poblacional en Arroz

Catalina Ramis

Catalina Ramis¹

Ana Cláudia de Carvalho Badan²

Antonio Díaz³

Carlos Eduardo Gamboa⁴

1. Profesor Facultad de Agronomía. Universidad Central de Venezuela.
Correo electrónico: dasilram@telcel.net.ve

2. Estudiante de doctorado en el Departamento de Genética y Biología Molecular de la
"Universidade Estadual de Campinas" (UNICAMP), Campinas, São Paulo, Brasil.
Correo electrónico: anaclaudia@mpc.com.br

3. Profesor Facultad de Agronomía. Universidad Central de Venezuela.
Correo electrónico: adiape@cantv.net

4. Investigador de la Fundación para la Investigación Agrícola Danac. Apdo. Postal 182.
San Felipe, estado Yaracuy, Venezuela.
Correo electrónico: cegamboav@hotmail.com; cgamboa@danac.org.ve

Contenido

Resumen

Abstract

Introducción

¿Era amplia la base genética de la población PFD-1?

¿Se mantuvo la variabilidad genética entre los ciclos 0 y 1?

- Variación en la riqueza alélica
- Variación en la uniformidad alélica de los ciclos

¿El uso de la androesterilidad aseguró la libre recombinación de los alelos, dentro y entre genes?

- Combinación al azar de alelos de un locus dado
- Recombinación entre genes

Consideraciones finales

Referencias

RESUMEN

El éxito de un programa de mejoramiento poblacional en arroz requiere del cumplimiento de algunas condiciones como amplia variabilidad genética inicial; mantenimiento de esa variabilidad en los diferentes ciclos del programa de selección recurrente y apareamiento al azar en la etapa de recombinación. Este estudio se realizó con el propósito de estudiar el cumplimiento de esas condiciones con el uso de marcadores moleculares (isoenzimas - IDH, PGI, ACP, β -est, y diez microsatélites) y plantas de la población PFD-1 ciclos 0 y 1. Los resultados obtenidos con isoenzimas comprobaron la amplia variabilidad genética de la población PFD-1 ciclo 0 que en una gran proporción resultó diferente a la hallada en cuatro cultivares de arroz de Venezuela. El análisis de las frecuencias alélicas de diez loci microsatélites en los ciclos 0 y 1 permitió corroborar el mantenimiento de la diversidad genética entre ambos ciclos. Al estudiar el cumplimiento de la condición de equilibrio de Hardy-Weinberg para cada locus y ciclo, se encontró una proporción de heterocigotos significativamente menor con respecto a lo esperado en ambos ciclos y en consecuencia un valor de endocaría mayor que 0. El análisis de desequilibrio de ligamiento indicó la recombinación al azar entre genes. Los valores de endocaría encontrados parecen indicar la ocurrencia de cierto grado de autogamia que debe estudiarse con más detalle para tomar las correcciones pertinentes.

MOLECULAR MARKERS AS TOOLS FOR POPULATION IMPROVEMENT IN RICE

ABSTRACT

To run a successful population improvement programme for rice, certain conditions must be fulfilled, such as an initially broad genetic variability, the maintenance of this variability through various cycles of the recurrent selection programme and random mating in the recombination stage. To evaluate the fulfilment of these conditions, a study was carried out with molecular markers (isoenzymes IDH, PGI, ACP and β -est, and 10 microsatellites) and plants from the PFD-1 population, cycles 0 and 1. The results obtained with the isoenzymes proved broad genetic variability for PFD-1 cycle 0, with a large proportion of the variability differing from that found in four Venezuelan rice cultivars used as checks. The analysis of allelic frequencies, using the microsatellites, in cycles 0 and 1 showed maintenance of genetic diversity through the two cycles. On evaluating the fulfilment of the Hardy-Weinberg equilibrium for each locus and cycle, we found, for both cycles, a significantly minor proportion of heterozygotes than was expected and consequently an inbreeding value of more than 0. Analysing the linkage desequilibrium showed random recombination among genes. The inbreeding values found apparently indicated the occurrence of a certain degree of autogamy, which must be studied in more detail to correct accordingly.

INTRODUCCIÓN

La selección recurrente es un procedimiento cíclico y gradual cuyo objetivo es aumentar la frecuencia de alelos favorables dentro de una población, manteniendo una alta variabilidad de manera que permita al fitomejorador extraer plantas promisorias en los diferentes ciclos del programa. El éxito de este tipo de programa depende de varios factores:

- Una variabilidad inicial que permita el avance deseado.
- Evaluación de los caracteres de interés que permita discernir el efecto genotípico para así identificar los superiores.
- Ocurrencia de cruzamientos al azar orientados hacia la libre combinación de alelos dentro de genes (equilibrio de Hardy-Weinberg) y entre genes (equilibrio de ligamiento).

De esta manera se espera:

- Aumentar la frecuencia de genotipos con los caracteres deseables hacia los cuales se ha dirigido la selección, en el caso de que la selección sea eficiente.
- Mantener una alta variabilidad para el resto de los caracteres, permitiendo el uso de estas poblaciones como base para la obtención de nuevos genotipos. Por esto se requiere que la población básica sea de amplia base genética.

- Brindar la oportunidad de que aparezcan nuevas combinaciones que enriquezcan la posibilidad de selección en el tiempo, lo cual se logra en la etapa de recombinación cuando debe asegurarse una condición de panmixia.

Este tipo de programa de mejoramiento se diseñó en un principio para el maíz, donde la polinización cruzada está asegurada por el mecanismo de floración. Como para plantas autógamas, como arroz y soya, la polinización cruzada debía realizarse a mano, la ejecución de este tipo de programa se dificultaba.

En el caso del arroz la incorporación en las poblaciones básicas de un gen de androesterilidad ha facilitado la aplicación de los esquemas de selección recurrente en los programas de mejoramiento poblacional. De esta manera, es posible asegurar la polinización cruzada al cosechar en la etapa de recombinación únicamente las plantas androestériles que habrían recibido el polen de plantas fértiles vecinas para formar las semillas.

Sin embargo, ante lo novedoso de estos esquemas aplicados a un cultivo autógamo como el arroz, surgen inquietudes en quienes lo desarrollan en cuanto al buen desenvolvimiento del mismo y, en consecuencia, en cuanto al éxito futuro como fuente

potencial para la obtención de cultivares mejorados.

Con el propósito de brindar respuestas a los fitomejoradores en cuanto al cumplimiento de los factores de éxito de los programas conducidos en América Latina, en el Centro de Investigaciones en Biotecnología Agrícola (CIBA)-Instituto de Genética de la Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela, en Maracay, se está realizando una serie de estudios con herramientas biotecnológicas como son los marcadores moleculares tipo isoenzimas y microsatélites utilizando como población modelo la PFD-1. El objetivo de este estudio es responder a las siguientes inquietudes:

1. ¿Era amplia la base genética de la población PFD-1?
2. ¿Se mantuvo la variabilidad genética entre los ciclos 0 y 1?
3. ¿El uso de la androesterilidad aseguró la libre recombinación de los alelos, dentro y entre genes?

¿ERA AMPLIA LA BASE GENÉTICA DE LA POBLACIÓN PFD-1?

Para este estudio se utilizaron 300 plantas del ciclo 0 de la población PFD-1 que se sembraron en bandejas en condiciones de umbráculo. A los 8 días después de la siembra se tomó una muestra de tejido foliar de cada planta para la determinación de patrones

electroforéticos de las isoenzimas β -esterasa (β -est) y fosfatasa ácida (ACP) en geles de poliacrilamida al 10% (Velásquez, 2001). A los 18 días después de la siembra se tomó tejido foliar de cada planta para la determinación de patrones electroforéticos en geles de almidón al 12% de las enzimas fosfoglucoisomerasa (PGI) e isocitrato deshidrogenasa (IDH), siguiendo la metodología de Rodríguez (2001) y Ortiz *et al.* (2002).

En el Cuadro 1 se presentan los distintos patrones observados para cada sistema isoenzimático. Para las enzimas IDH, PGI y ACP se observó una zona de actividad y en el caso de β -est, se observaron dos, que se identificaron como β -est I y β -est II.

Dada la imposibilidad de asignar un genotipo a cada planta para cada isoenzima —por el desconocimiento del control genético de las mismas— el estudio de diversidad se realizó sobre la base de los patrones electroforéticos de cada isoenzima. Para ello se identificaron los diferentes patrones de bandas de cada sistema isoenzimático y por conteo directo se obtuvieron sus frecuencias. Con ellas se estimaron los índices de diversidad de Shannon y Weaver (H), el de uniformidad (E) y el complemento del índice de Simpson (D) (Sneath y Sokal, 1973). El índice de Shannon y

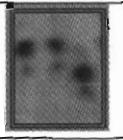
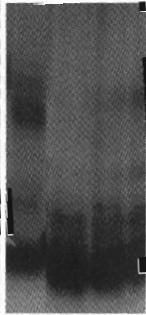
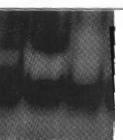
Weaver (H) es una medida del grado de incertidumbre para encontrar un patrón electroforético dado para un individuo cualquiera dentro de la población, y está afectado tanto por el número de patrones como por la frecuencia relativa de los mismos. Su cálculo se realiza según la fórmula $H = -\sum p_i \ln(p_i)$, donde "p_i" representa la frecuencia del i-ésimo patrón electroforético. Los valores mayores de H se esperan en poblaciones con más patrones, es decir con mayor riqueza y con frecuencias semejantes de cada patrón, o con mayor uniformidad de sus frecuencias.

Por otra parte, el índice (E) es una medida de uniformidad de la frecuencia de los distintos patrones y representa la proporción de diversidad observada (H) con respecto al máximo valor teórico. Se calcula con base al índice de Shannon y Weaver (H) como $E = H/\ln S$, donde S corresponde al número de patrones por sistema isoenzimático. De esta manera E tenderá al valor máximo de 1 cuando las frecuencias de los patrones observados sean más similares. El complemento del índice de Simpson (D) estima la probabilidad de encontrar dos patrones distintos en la población y se calcula por la fórmula: $D = 1 - \sum p_i^2$, donde "p_i" es la frecuencia del i-ésimo patrón electroforético. El índice D será mayor cuando las frecuencias de

los patrones sean similares; por el contrario, a medida que un patrón electroforético predomine, el índice D irá disminuyendo (Sneath y Sokal, 1973).

En el Cuadro 2 se presentan los valores obtenidos de H, E y D para cada sistema isoenzimático y su valor promedio. Los valores más altos del índice H, permitieron observar que los sistemas isoenzimáticos más diversos fueron β-est II y PGI. Los resultados en cuanto al índice de uniformidad E indicaron que esta población presenta cerca de 91% (0,905) de la variabilidad teórica máxima para el número de patrones observados, que ocurriría si todos los patrones presentaran frecuencias similares. Esto, a su vez, indica que ninguno de estos patrones predomina en la población, lo cual es importante pues disminuye el peligro de derivación genética y permite mantener la variabilidad en el programa de mejoramiento. Con base en el valor promedio de D en una comparación al azar entre dos plantas, hay una probabilidad de 65,9% de encontrar patrones distintos. De esta manera, considerando estos índices podemos responder nuestra primera pregunta afirmando que la población PFD-1 ciclo 0 presenta una alta diversidad genética, evidenciada por la cantidad de genotipos distintos presentes y con frecuencias similares sin el predominio de alguno de ellos.

Cuadro 1. Diferentes patrones (P_i) electroforéticos observados para las isoenzimas isocitrato deshidrogenasa (IDH), fosfoglucoisomerasa (PGI), β -esterasa (β -est I y β -est II) y fosfatasa ácida (ACP) en la población de arroz PFD-1, ciclo 0, y cuatro cultivares comerciales de arroz Araure 4, Cimarrón, Fonaiap 1 y Palmar.

Isoenzima	PFD-1			Cultivares comerciales				
IDH	P_1	P_2	P_3	Araure 4	Cimarrón	Fonaiap 1	Palmar	
	—	—	—	—	—	—	—	
PGI	P_1	P_2	P_3	P_4	Araure 4	Cimarrón	Fonaiap 1	Palmar
	—	—	—	—	—	—	—	
	P_1	P_2	P_3	Araure 4	Cimarrón	Fonaiap 1	Palmar	
	—	—	—	—	—	—	—	
ACP	P_1	P_2	P_3	Araure 4	Cimarrón	Fonaiap 1	Palmar	
	—	—	—	—	—	—	—	

Por otra parte, con el propósito de inferir si la variabilidad presente en la población PFD-1 era diferente a la de los cultivares tradicionales del país, se determinaron los patrones electroforéticos de las mismas enzimas de los cultivares comerciales Araure 4, Cimarrón, Fonaiap 1 y Palmar comparándolos con 136 individuos del ciclo 0 de la población PFD-1. Con estos datos se elaboró una matriz de distancias genéticas utilizando el complemento del Índice de Apareamiento Simple ($1 - SM$), donde SM es el número de patrones coincidentes entre el total. A partir de la matriz se construyó un dendrograma (Figura 1) por el método de agrupamiento UPGMA (Sneath y Sokal, 1973). En éste se observó la presencia de ocho grandes grupos, en dos de los cuales se encontraron las variedades comerciales: en el grupo II las variedades Araure 4 y

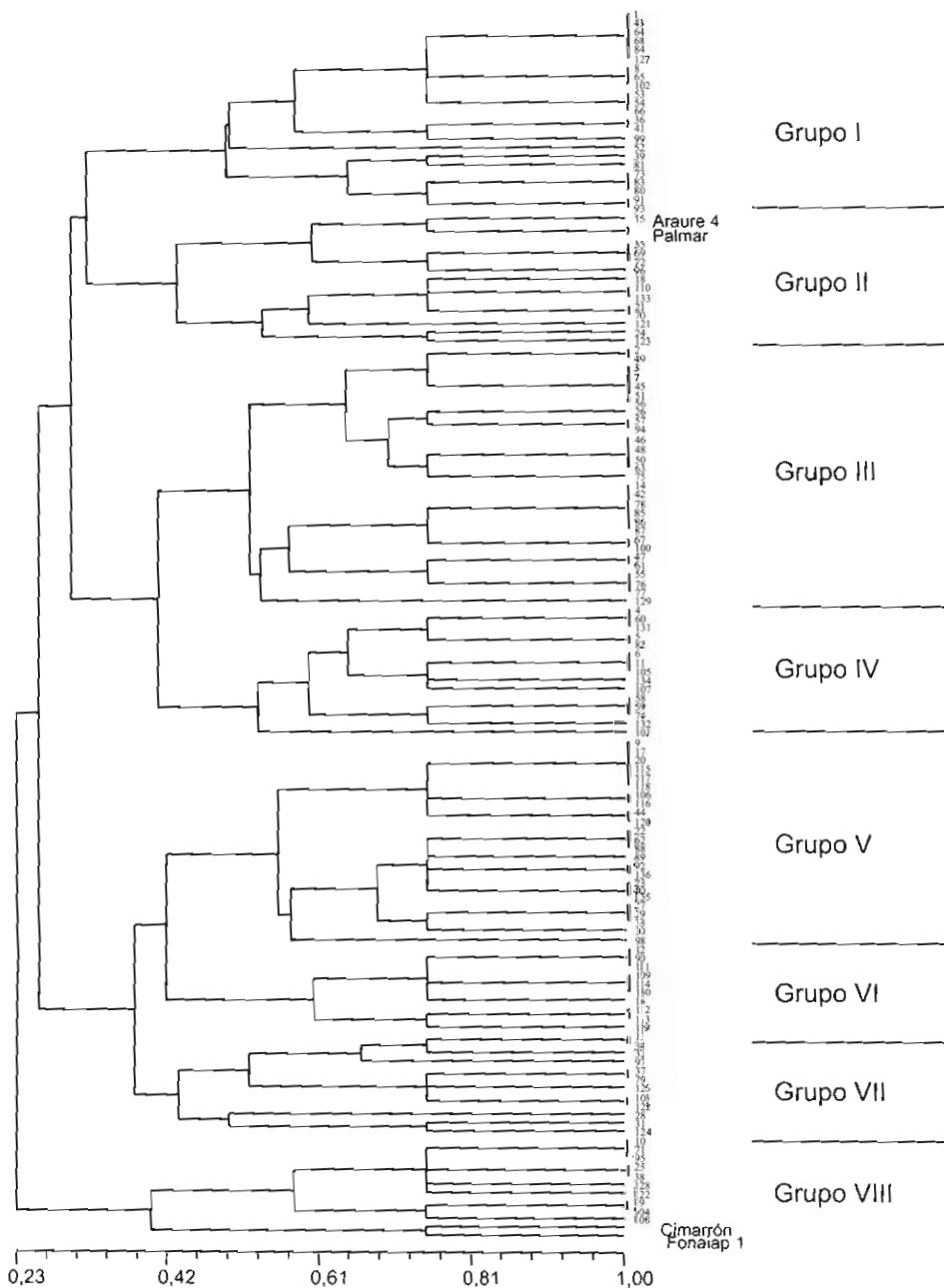
Palmar y en el grupo VIII, Cimarrón y Fonaiap 1. Este último grupo se caracterizó por ser muy diferente a la gran mayoría de la muestra. El hecho de que se detectaron seis grupos diferentes a las variedades comerciales sugiere que existe una nueva variabilidad en esta población básica. La variabilidad de la población PFD-1 también incluye la existente en las variedades comerciales pues algunas plantas de la PFD-1 se clasificaron dentro de los grupos II y VIII, donde se encuentran las cuatro variedades comerciales utilizadas en los análisis.

Otro aspecto importante es la presencia no sólo de variabilidad diferente, sino también de nuevas combinaciones entre los distintos sistemas isoenzimáticos. Para evaluar este punto se compararon entre sí las plantas de la población PFD-1 en cuanto a la combinación de los patrones electroforéticos de los cinco

Cuadro 2. Índices de Shannon-Weaver (H), Uniformidad (E) y complemento del índice de Simpson (D) en cinco sistemas isoenzimáticos de la población de arroz PFD-1 ciclo 0.

Enzima	(H)	(E)	(D)
ACP	0,469	0,985	0,656
IDH	0,465	0,976	0,649
PGI	0,538	0,894	0,678
β -est II	0,624	0,739	0,694
β -est I	0,445	0,933	0,617
Promedio	0,508	0,905	0,659

Figura 1. Dendrograma construido con base en estimaciones de similitud genética por el coeficiente de Jaccard y cálculo de agrupamiento por el método UPGMA, de 136 plantas del ciclo 0 de Selección recurrente de la población PFD-1 y 4 variedades venezolanas de arroz (Araure 4, Palmar, Cimarrón y Fonaiap 1).



sistemas isoenzimáticos, como se muestra en el Cuadro 3. Por observación directa se obtuvieron 102 combinaciones distintas; de éstas, 75 correspondieron a plantas que presentaron combinaciones únicas, lo que corrobora la amplia variabilidad genética de la población PFD-1 ciclo 0.

Cuando en esta comparación se incluyeron las combinaciones de patrones de las variedades comerciales, en la población se encontraron combinaciones distintas a las de éstas. Esto pudiera ser consecuencia de la presencia de alelos nuevos y de la recombinación producto de la etapa de cruzamientos en la formación de la población básica.

Con base en los resultados obtenidos se pudo concluir que la población PFD-1 ciclo 0 muestra una amplia variabilidad genética que podrá ser aprovechada en los programas de mejoramiento. Más aún, esta variabilidad incluye en parte la de las variedades comerciales y en mayor proporción una distinta a ella.

¿SE MANTUVO LA VARIABILIDAD GENÉTICA ENTRE LOS CICLOS 0 Y 1?

La segunda inquietud y requerimiento para el éxito en el tiempo de un programa de selección recurrente es el mantenimiento de la variabilidad

con el pasar de los ciclos de recurrencia. Para estudiar este aspecto se debía determinar:

- La variación en la riqueza alélica. Esto incluiría el número de alelos diferentes para varios loci, para dos o más ciclos de una población del programa de selección recurrente y detectar la posible desaparición de alelos.
- La variación en la uniformidad alélica de los ciclos considerando para ello la frecuencia relativa de cada alelo para dos o más ciclos de una población del programa de selección recurrente.

Con tales objetivos se decidió establecer el estudio utilizando como herramienta biotecnológica marcadores microsatélites (SSRs) conocidos en arroz (www.gramene.org) con la idea de tener la información de un SSR por par de cromosomas. De un total de 27 SSRs probados se seleccionaron diez SSRs de buena resolución. Esos SSRs son: RM102, RM268, RM143, RM185, RM111, RM296, RM228, RM224, RM235 y RM17 localizados en los cromosomas 1, 2, 3, 4, 6, 9, 10, 11 y los dos últimos en el 12, respectivamente.

Como material vegetal se utilizaron los ciclos 0 y 1 de la población PFD-1, considerando una muestra de 96 plantas por

Cuadro 3. Patrones isoenzimáticos encontrados en 136 individuos del ciclo 0 de la población PFD-1 del programa de selección recurrente en arroz.

Individuo	Patron (1)	Individuo	Patron (1)	Individuo	Patron (1)	Individuo	Patron (1)
1	11222	38	21141*	75	23323*	112	32311
2	11222	39	21231	76	23333*	113	32331*
3	11223*	40	21231	77	23341*	114	33121
4	11242*	41	21242*	78	23422*	115	33121
5	12131*	42	21253*	79	23442*	116	33122*
6	12141*	43	21273*	80	31121	117	33162*
7	12211*	44	21323*	81	31121	118	33221
8	12212	45	21422	82	31122	119	33221
9	12212	46	21422	83	31122	120	33122*
10	12221*	47	22122	84	31122	121	33162*
11	12222	48	22122	85	31131*	122	33221
12	12222	49	22122	86	31133*	123	33221
13	12232*	50	22131*	87	31142*	124	33222*
14	12322*	51	22132*	88	31171*	125	33223
15	12342*	52	22133*	89	31222*	126	33223
16	12421*	53	22141*	90	31232*	127	33231
17	12422*	54	22161*	91	31242*	128	33231
18	12432*	55	22163*	92	31462*	129	33232
19	13121*	56	22212*	93	32122	130	33232
20	13212*	57	22221*	94	32122	131	33242*
21	13221	58	22222*	95	32122	132	33263*
22	13221	59	22223*	96	32123	133	33321*
23	13231*	60	22233*	97	32123	134	33422*
24	13232	61	22252*	98	32132*	135	33431*
25	13232	62	22322*	99	32133	136	33442*
26	13242*	63	22433*	100	32133	Araure 4	21373
27	13321*	64	23132*	101	32152	Cimarrón	23144
28	13322	65	23132*	102	32152	Foaniap 1	21144
29	13322	66	23221*	103	32223*	Palmar	21373
30	13323	67	23222	104	32232		
31	13323	68	23222	105	32232		
32	13331*	69	23222	106	32233*		
33	13442*	70	23232	107	32241*		
34	21121*	71	23232	108	32243*		
35	21123*	72	23321*	109	32262		
36	21131*	73	23322	110	32262		
37	21132*	74	23322	111	32311		

1. El primer número corresponde a ACP, el segundo a IDH, el tercero a PGI, el cuarto a β -est II y el quinto a β -est I. El asterisco indica combinaciones únicas.

ciclo. Para ello se sembraron las semillas en bandejas con tierra y las plántulas se conservaron en condiciones de umbráculo y en saturación permanente.

A partir de los 21 días de la siembra se tomó tejido foliar de cada planta para la purificación del ADN genómico siguiendo el protocolo de CTAB (por inglés "Cationic hexadecyl trimethyl ammonium bromide") descrito por Ferreira y Gratapaglia (1998). Después de verificar la calidad del ADN se procedió a amplificar específicamente cada SSR siguiendo el protocolo de PCR específico para cada microsatélite (Brondani *et al.*, 2001). Luego se separaron los SSRs electroforéticamente en geles de poliacrilamida al 6%, y las bandas se revelaron siguiendo la metodología de nitrato de plata (Panaud *et al.*, 1996).

Variación en la riqueza alélica

Para medir la riqueza alélica o la diversidad cualitativa presente en cada ciclo se contabilizó el número de alelos diferentes para cada SSR en los ciclos 0 y 1 de la población PFD-1 (Cuadro 4). En promedio se obtuvieron 5,2 alelos/locus en el ciclo 0 y 4,5 en el ciclo 1. En el mismo Cuadro se incluyó el número de alelos obtenido en una muestra de 14 variedades de arroz representativas del germoplasma del arroz cultivado para los SSRs utilizados en el presente trabajo (Temnykh *et al.*, 2000). La variabilidad similar o hasta mayor en la población PFD-1 concuerda con los resultados obtenidos con isoenzimas que indica que la población bajo estudio presenta una amplia variabilidad genética

Cuadro 4. Número de alelos en cada SSR analizado para los ciclos 0 y 1 de la población PFD-1, y comparación con los resultados obtenidos por Temnykh *et al.* (2000).

Cromosoma # (SSR)-locus	C0	C1	Temnykh <i>et al.</i> (2000)
1 (RM102) - A	3	2	3
2 (RM263) - B	8	5	5
3 (RM143) - C	5	3	3
4 (RM185) - D	3	3	2
6 (RM111) - E	5	4	3
9 (RM296) - F	4	4	2
10 (RM228) - G	7	8	7
11 (RM224) - H	8	7	9
12 (RM235) - I	6	6	6
12 (RM17) - J	3	3	4
Total	52	45	44
Alelos/locus	5,2	4,5	4,4

disponible para continuar el programa de mejoramiento. Por otra parte, estos resultados también son comparables a los encontrados en dos poblaciones de selección recurrente en maíz, donde se encontró un promedio de 3,9 y 3,7 alelos/locus utilizando 30 marcadores moleculares (Pinto, 2001).

De otro lado, en cuanto a la desaparición de alelos entre ciclos se observó una disminución de alelos entre los ciclos 0 y 1 de un 13,5%. La importancia de este valor dependerá de las frecuencias en el ciclo 0 de los alelos perdidos; si tal frecuencia era muy baja era muy probable que se perdieran independientemente del método de selección aplicado.

Variación en la uniformidad alélica de los ciclos

Otra manera de determinar si la variabilidad se mantuvo ciclo a ciclo sería a través de la frecuencia relativa y de las pruebas exactas de diferenciación génica y genotípica (Raymond y Rousset, 1995) para cada locus SSR en los ciclos 0 y 1 de la población PFD-1. Los resultados, resumidos en el Cuadro 5, muestran diferencias entre los dos ciclos en ocho de los diez loci para diferenciación génica, y en cinco para diferenciación genotípica. La prueba global evidenció diferencias altamente significativas para ambas pruebas.

El análisis detallado de las frecuencias alélicas permitió observar que en algunos casos, cuando la frecuencia alélica era muy baja en el ciclo 0, no se presentó el alelo en el ciclo 1, específicamente los alelos A3, B6, B7, B8, C4, C5, E5 y H8. Por el contrario, en el caso del alelo G8 no se observó en el ciclo 0, indicando que el tamaño de la muestra no fue lo suficientemente grande para detectar su presencia en el ciclo 0. Esto corrobora lo que se menciona en el punto anterior: cuando algún alelo tiene una baja frecuencia en la población inicial, la probabilidad de que desaparezca en la siguiente generación es muy alta.

Por otra parte, es de esperarse que el proceso de selección favorezca la presencia de algunos alelos en detrimento de otros. De esta manera algunas frecuencias alélicas disminuyen de un ciclo a otro, mientras otras del mismo locus aumentan. Tal es el caso de los alelos B1 y B4; E1 y E3; G6 y G8. Sin embargo, lo importante para este tipo de programa de mejoramiento es que la variabilidad genética se mantenga en un nivel lo suficientemente alto para permitir el avance con la selección. Esta condición se está cumpliendo. Los índices de diversidad de Nei (Nei, 1978) calculados fueron de 0,6045 ($IC_{(95\%)} = 0,4771$ a 0,7319) para el ciclo 0 y de 0,5727

(I.C_(95%) = 0,4049 a 0,7435) para el ciclo 1, valores estadísticamente iguales, tal como lo indican los intervalos de confianza respectivos.

De esta manera, estos resultados permitieron evidenciar una amplia variabilidad genética mantenida entre los ciclos 0 y 1 de la población PFD-1. Eso responde positivamente nuestra segunda pregunta: se mantuvo la variabilidad genética después de un ciclo de selección recurrente.

¿EL USO DE LA ANDROESTERILIDAD ASEGURÓ LA LIBRE RECOMBINACIÓN DE LOS ALELOS, DENTRO Y ENTRE GENES?

La etapa de recombinación en un programa de selección recurrente exige el cumplimiento de la condición de panmixia. A través de ella se garantiza la libre combinación de alelos de un locus dado, y la recombinación entre genes para establecer los requisitos de una población en equilibrio (Falconer, 1989).

Combinación al azar de alelos de un locus dado

En la condición de panmixia, y según la ley de Hardy-Weinberg para un locus con dos alelos, A y a, podrían hallarse los tres posibles genotipos AA, Aa y aa. Si las frecuencias de estos alelos son respectivamente p y q, las frecuencias de los posibles genotipos en la población estarían dadas por el desarrollo del binomio ($p + q$)² como sigue:

p^2 (AA) + 2pq (Aa) + q^2 (aa) = 1 (Falconer, 1989). De esta manera, la proporción de heterocigotas "H" será 2pq, o también, 1 menos la proporción de homocigotas, es decir: $H = 1 - (p^2 + q^2)$. En el caso de alelos múltiples, sin embargo, como es el caso de microsatélites, la proporción de heterocigotas será: $H = 1 - \sum p_i^2$ donde " p_i " representa la frecuencia relativa de cada alelo.

En el caso de los programas de selección recurrente en arroz, se espera que la cosecha de sólo las plantas androestériles en la etapa de recombinación logre inducir la condición de panmixia. Si por alguna razón eso no fuera el caso, como el arroz es una planta autógama, se observaría el aumento de los genotipos homocigotos a expensas de los heterocigotos. Para evaluar el cumplimiento de esta premisa se utilizó el coeficiente de endocría "f" de Wright (Hartl, 1987), que evalúa la disminución de la frecuencia relativa de heterocigotas con respecto a la que se esperaría en panmixia. Con la fórmula $f = (H_e - H_o)/H_e$, donde la proporción de heterocigotas esperados (H_e) se calcula con base en las frecuencias alélicas, la proporción de heterocigotas observados (H_o), se determina por conteo directo de los heterocigotas en la población.

Si la proporción de H_o fuese igual a los H_e el coeficiente "f" tomaría el valor esperado en panmixia de 0, con lo que se

Cuadro 5. Frecuencias alélicas (p_i) de cada alelo y prueba exacta de diferenciación génica y genotípica para cada locus microsatélite (SSR) entre los ciclos 0 y 1 de la población PFD-1.

SSR	Cromosoma	Alelo	Ciclo 0	Ciclo 1	Prueba de diferenciación ¹	
			f1	f1	génica	genotípica
RM102	(1)	A1	0,0978	0,0647		
		A2	0,8750	0,9352		
		A3	0,0271	0,0000	*	ns
RM263	(2)	B1	0,0256	0,1333		
		B2	0,0512	0,1000		
		B3	0,859	0,3000		
		B4	0,3974	0,0557		
		B5	0,2948	0,3111		
		B6	0,0128	0,0000		
		B7	0,0192	0,0000		
		B8	0,0128	0,0000	**	**
RM143	(3)	C1	0,0577	0,0446		
		C2	0,7692	0,9375		
		C3	0,0961	0,0179		
		C4	0,0705	0,0000		
		C5	0,0064	0,0000	**	**
RM185	(4)	D1	0,1547	0,1444		
		D2	0,7559	0,8277		
		D3	0,0893	0,0277	*	ns
RM111	(6)	E1	0,3188	0,1020		
		E2	0,2898	0,3877		
		E3	0,1232	0,3367		
		E4	0,2464	0,1735		
		E5	0,0217	0,0000	**	**
RM296	(9)	F1	0,1053	0,1000		
		F2	0,1644	0,2765		
		F3	0,2171	0,1588		
		F4	0,5131	0,4647	ns	ns

(Continúa en la página siguiente)

(Viene de la página anterior)

Cuadro 5. Frecuencias alélicas (p_i) de cada alelo y prueba exacta de diferenciación génica y genotípica para cada locus microsatélite (SSR) entre los ciclos 0 y 1 de la población PFD-1.

SSR	Cromosoma	Alelo	Ciclo 0	Ciclo 1	Prueba de diferenciación ¹		
			f_1	f_1	génica	genotípica	
RM228	(10)	G1	0,1279	0,1410			
		G2	0,0639	0,1026			
		G3	0,0232	0,0641			
		G4	0,0930	0,0641			
		G5	0,1919	0,1025			
		G6	0,4884	0,1666			
		G7	0,0120	0,0513			
		G8	0,0000	0,3077	**	**	
RM224	(11)	H1	0,0291	0,0500			
		H2	0,0523	0,0200			
		H3	0,1977	0,2333			
		H4	0,1860	0,1666			
		H5	0,2035	0,1666			
		H6	0,0581	0,1166			
		H7	0,2267	0,0666			
		H8	0,0465	0,0000	**	*	
RM235	(12)	I1	0,0937	0,1948			
		I2	0,2500	0,3312			
		I3	0,2187	0,1169			
		I4	0,1094	0,1558			
		I5	0,1094	0,1104			
		I6	0,2187	0,0909	*	ns	
RM17	(12)	J1	0,3563	0,3224			
		J2	0,0977	0,1118			
		J3	0,5460	0,5658	ns	ns	
<u>Prueba Global</u>					**	**	
<u>Índice de Diversidad de Nei</u>			0,6045	0,5742			
<u>Intervalo de Confianza (IC95%)</u>			0,4771	0,4099			
			a	a			
			0,7319	0,7435			

1. ns: valor no significativo; * significativo al 5% y ** significativo al 1%.

concluye que la población está en equilibrio. El valor de "f" puede tomar valores entre -1 y +1. Si ocurriera un exceso de heterocigotos, el valor de "f" sería menor que 0, y si hubiera un déficit de heterocigotos, el valor de "f" sería mayor que 0. En estos dos últimos casos se podría asegurar ausencia de cruzamientos al azar.

De lo expuesto anteriormente se desprende que para determinar el coeficiente de endocría se requiere de una metodología que permita determinar las frecuencias alélicas para un gen dado e identificar los genotipos heterocigotas y homocigotas. Los marcadores SSRs ofrecen esa posibilidad.

Con la finalidad de estudiar si el esquema seguido en la etapa de recombinación permite los cruzamientos al azar entre las plantas de la población PFD-1, con los resultados obtenidos en el punto anterior se estimó la frecuencia alélica de cada alelo para cada SSR de los ciclos 0 y 1 y la frecuencia de heterocigotas observadas para cada locus.

En los resultados (Cuadro 6) se observa que únicamente en el RM17 para el ciclo 1, el valor de H_o es estadísticamente igual al del H_e ; mientras que, el valor de "f" es menor y próximo al valor esperado de 0.

Para el resto de los loci SSRs se observaron menos heterocigotas que las esperadas.

En el ciclo 0 el promedio de la proporción de heterocigotas observados fue de 0,3621, valor diferente al promedio de la proporción de heterocigotas esperados (0,6056).

En el ciclo 1 el valor de H_o fue un poco mayor (0,3873) al del ciclo 0 pero todavía menor al valor H_e (0,5727). Las razones por las cuales ambos valores de H_o se alejan de H_e persisten en ambos ciclos.

Los valores de "f" de ambos ciclos son estadísticamente similares, como lo indica el intervalo de confianza generado por "bootstrapping" (Lewis y Zaykin, 2001).

Con el objetivo de determinar si estas diferencias eran importantes a nivel estadístico se realizó una prueba exacta "U" para deficiencia de heterocigotos (Raymond y Rousset, 1995), a través del programa Genepop. Se consideró como hipótesis nula el cumplimiento de equilibrio de Hardy-Weinberg y como hipótesis alternativa la deficiencia de heterocigotos.

Los resultados obtenidos (Cuadro 6) corroboraron la ocurrencia de déficit de heterocigotos para cada locus y en ambos ciclos.

El déficit de heterocigotos observados puede ser consecuencia de uno o varios factores que estén ocurriendo de manera simultánea, específicamente:

Cuadro 6. Heterocigosis esperada (H_e) y observada (H_o), coeficiente de endocaría (f) y cumplimiento de equilibrio de Hardy-Weinberg (HW) de diez marcadores microsatélites (SSRs) en los ciclos 0 y 1 de la población PFD-1.

SSR	n	Ciclo 0				Ciclo 1				
		H_o	H_e	f	HW ¹	n	H_o	H_e	f	HW ¹
RM 102	92	0,0869	0,2252	0,6153	**	85	0,0352	0,1217	0,7113	**
RM 263	78	0,3333	0,7212	0,5394	**	90	0,3444	0,7655	0,5514	**
RM 143	78	0,2564	0,3932	0,3494	**	56	0,0714	0,1198	0,4062	*
RM 185	84	0,2976	0,3990	0,2552	**	90	0,2000	0,2948	0,3227	*
RM 111	69	0,5072	0,7534	0,3192	**	49	0,4082	0,7029	0,4219	**
RM 296	76	0,3552	0,6557	0,4598	**	85	0,4588	0,6764	0,3229	**
RM 228	86	0,5232	0,6989	0,2525	**	39	0,6154	0,8365	0,2669	**
RM 224	86	0,2674	0,8292	0,6787	**	30	0,7333	0,8435	0,1325	*
RM 235	32	0,5000	0,8219	0,3955	**	77	0,5065	0,7992	0,3677	**
RM 17	87	0,4942	0,5687	0,1315	*	76	0,5000	0,5672	0,1191	ns
Media	76,8	0,3621	0,6056	0,4038	** (a) ²	67	0,3873	0,5727	0,3623	** (a) ²
IC _{95%}			0,3030						0,2300	
			a						a	
			0,5122						0,4310	

1. ns: valor no significativo; * significativo al 5% y ** significativo al 1%.

2. (a) prueba global.

- Existencia de cruces preferenciales.
- Pocas siembras de recombinación como en el caso de la población PFD-1. En este caso sería necesario medir si se requiere de mayor número de ciclos de recombinación.
- Certo grado de endogamia que a su vez pudiera ser causado por:
 - a. Errores en la identificación de las plantas androestériles en el campo. Tal identificación se realiza al observar la excreción y coloración de la panícula al inicio de la floración.
 - b. Presencia de granos de polen viables en la planta androestéril. Singh y Ikehashi (1981) al identificar y caracterizar el gen de androesterilidad en la línea IR36 mencionan la ocurrencia de un 4% de polen fértil, y no se conocen otros estudios donde se establezca el posible efecto del ambiente sobre la expresión del gen de androesterilidad. Sin embargo, el valor reseñado es bajo y no explicaría por si solo el déficit de heterocigotas observados.
 - c. Un problema de polinización que se reflejaría

en panículas con pocas semillas y que podría mejorarse fácilmente utilizando técnicas de campo para mejorar la polinización como por ejemplo, sacudir las plantas fértiles sobre las estériles al momento de la floración.

Recombinación entre genes

Otra consecuencia de la panmixia es la recombinación al azar entre genes. Esto es que al momento de la formación de las gametas, los alelos de un gen podrán aparecer en distintas combinaciones con los alelos de otro gen, en proporciones dadas por el producto de las frecuencias alélicas de los loci. En tal caso se considera que los genes están en equilibrio de ligamiento.

Tales recombinaciones aleatorias ocurrirán de manera más rápida en caso de ausencia de ligamiento entre genes o de condiciones físicas o fisiológicas que favorezcan unas gametas en detrimento de otras. En ambos casos unas gametas estarán en mayor proporción que las esperadas según las frecuencias alélicas dadas para cada loci, y se considera que los genes están en desequilibrio de ligamiento. A diferencia del equilibrio de Hardy-Weinberg, cuya condición se alcanza con una generación de panmixia, la condición de equilibrio de ligamiento requerirá numerosas generaciones dependiendo del tipo e intensidad

de los factores que causaron el desequilibrio de ligamiento original en la población (Hartl, 1987).

En teoría la condición de desequilibrio de ligamiento para dos loci dados (A y B) con dos alelos cada uno (Aa; Bb) se cuantifica a través del índice "D" que se calcula considerando la diferencia entre la frecuencia de las gametas paternas (AB; ab) y recombinantes (Ab; aB) como sigue:

$$D = P_{11}P_{22} - P_{12}P_{21}$$

En ésta:

D es el desequilibrio de ligamiento.

P₁₁ es la frecuencia de la gameta producto de fAfB.

P₂₂ es la frecuencia de la gameta producto de fafb.

P₁₂ es la frecuencia de la gameta producto de fAfb.

P₂₁ es la frecuencia de la gameta producto defafB.

El valor "D" tenderá a 0 a medida que las frecuencias gaméticas paternas y recombinantes sean similares.

El desequilibrio de ligamiento implicaría mayor proporción de algunas combinaciones gaméticas que, en consecuencia, modificaría las clases y frecuencias genotípicas observadas en una población. Por otra parte, aunque se formaran todas las gametas esperadas, la imposibilidad de ocurrencia de cruzamientos al azar, por cruces preferenciales, posiblemente debido a

incompatibilidad o a la falta de oportunidad por necesidad de hacer un mayor número de siembras de recombinación, podrían afectar el equilibrio de ligamiento. Por esto ciertos genotipos estarían en una mayor frecuencia en la población.

Con la idea de detectar si ocurre o no desequilibrio de ligamiento en la población PFD-1 ciclo 0 y 1, se utilizaron las frecuencias genotípicas obtenidas en cada SSR para detectar la presencia de "D" para cada combinación de dos loci, a través de las pruebas exactas de Fisher (Raymnod y Rousset, 1995). El programa utilizado (Genepop) parte del hecho de que si las frecuencias genotípicas de un locus son independientes de las de otro locus, entonces ambos loci se encuentran en equilibrio de ligamiento. En tal sentido el programa genera tablas de contingencia y evalúa si

hay independencia o no. Eso lo hace para todas las posibles combinaciones y mediante una prueba exacta de Fisher, arroja la probabilidad de que dos loci sean independientes (hipótesis nula) o no (hipótesis alternativa).

La significación estadística de la prueba de detección se presenta en el Cuadro 7. En éste se puede observar que de manera general y con muy pocas excepciones, para todas las combinaciones de loci y para cada ciclo no se detectó desequilibrio de ligamiento. Esto indica que los alelos de los diferentes loci aparecen en las diferentes combinaciones gaméticas acordes con las frecuencias alélicas particulares. Es importante destacar el caso de los SSR RM235 y RM17 ubicados en el cromosoma 12 que no mostraron desequilibrio de ligamiento, en ninguno de los dos ciclos.

Cuadro 7. Prueba de detección de desequilibrio de ligamiento para diez SSR, de los ciclo 0 (fondo gris oscuro) y ciclo 1 (fondo gris claro) de la población PFD-1.

Cromosoma	1	2	3	4	6	9	10	11	12	12
Crom.	SRR	RM102 ¹	RM268	RM143	RM185	RM111	RM296	RM228	RM224	RM235 RM17
1	RM102		ns							
2	RM268	ns		ns	ns	**	ns	ns	ns	ns
3	RM143	ns	ns		ns	ns	ns	ns	ns	ns
4	RM185	ns	ns	ns		ns	ns	*	ns	ns
6	RM111	ns	*	ns	ns		ns	ns	ns	ns
9	RM296	ns	ns	ns	ns	ns		*	**	ns
10	RM228	ns	ns	ns	ns	ns		ns	ns	ns
11	RM224	ns	ns	ns	ns	ns	ns		ns	ns
12	RM235	ns	**	ns	ns	ns	ns	ns		ns
12	RM17	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns	

1. ns: valor no significativo; * significativo al 5% y ** significativo al 1%.

Estos resultados indican que todos los alelos de un locus dado tienen igual oportunidad de combinarse con los alelos de otro locus. Considerando que la mayoría de los SSRs utilizados se encontraban en cromosomas diferentes y que, por lo tanto, no hay un efecto de ligamiento físico, se descarta la idea de que en la siembra de recombinación algunos apareamientos no se están realizando debido a factores de incompatibilidad, o la falta de oportunidad por un bajo número de generaciones de recombinación.

CONSIDERACIONES FINALES

La selección recurrente aplicada a cultivos autógamos, como es el caso del arroz, supone un reto para los fitomejoradores que lo aplican. El cumplimiento de ciertas condiciones definirá el éxito futuro del mejoramiento poblacional. Por tal razón, y en vista de que los programas de selección recurrente aportan sus beneficios en el mediano y largo plazo, el fitomejorador debe vigilar el cumplimiento de condiciones como alta variabilidad inicial, su mantenimiento en el tiempo y la condición de panmixia en la siembra de recombinación. Para verificar tales condiciones los marcadores moleculares representan una herramienta útil y apropiada.

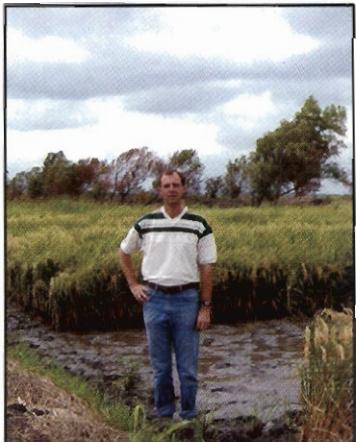
Este trabajo permitió verificar la alta variabilidad genética de la población PFD-1 ciclo 0 y el mantenimiento de la misma después de un ciclo de selección. Por otra parte, se evidenció la presencia de inconvenientes en la etapa de recombinación por la aparente ocurrencia de algún grado de autogamia. Debido a tales resultados se requiere estudiar las posibles razones para que los fitomejoradores encargados del programa de mejoramiento poblacional a través de la selección recurrente para la población PFD-1, puedan tomar las medidas necesarias para corregir tal situación.

REFERENCIAS

- Brondani, C.; Brondani, R. P. V.; Rangel, P. H. N.; y Ferreira, M. E. 2001. Development and mapping of *Oryza glumaepatula* – derived microsatellite markers in the interspecific cross *Oryza glumaepatula* x *O. sativa*. *Hereditas* 134:59-71.
- Falconer, D. S. 1989. Introduction to quantitative genetics. 3rd Ed. Longman Scientific & Technical, New York, USA. 438 p.
- Ferreira, M. E. y Grattapaglia, D. 1998. Introdução ao uso de marcadores moleculares em análise genética. 3^a Ed. EMBRAPA, Brasilia, Brasil. 220 p.
- Hartl, D. 1987. A primer of population genetics. Sinauer Associates Publishers. Massachusetts, USA. 305 p.

- http://www.gramene.org/ (Feb,10; 2001).
- Lewis, P. y Zaykin, D. 2001. Genetic data analysis: Computer program for the analysis of allelic data. Version 1.0 (1d16c). University of Connecticut. University of North Caroline. USA. Free program distributed by the authors over the internet from <http://lewis.eeb.uconn.edu/lewishome/software.html>
- Nei, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from small number of individuals. *Genetics* 89:583-590.
- Ortiz, A.; Ramis, C.; Parra, P.; Díaz, A.; y López, L. 2002. Patrones isoenzimáticos de variedades de arroz y arroces rojos en Venezuela. *Rev. Fac. Agr. (Maracay)* 28:117-130.
- Panaud, O.; Chen, X.; y McCouch, S. R. 1996. Development of microsatellite markers and characterization of simple sequence length polymorphism (SSLP) in rice (*Oryza sativa* L.). *Mol. Gen. Genet.* 252:597-607.
- Pinto, L. R. 2001. Genetic structure of maize (*Zea mays* L.) populations BR-105 and BR-106 and their synthetics IG-3 and IG-4 by microsatellite markers. Tesis Ph.D. Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Piracicaba, Brasil. 142 p.
- Raymond M. y Rousset, F. 1995. Genepop (version 1.2): population genetics software for exact test and ecumenicism. *J. Hered.* 86:243-249.
- Rodríguez, N. 2001. Evaluación de la erosión cualitativa de la semilla de arroz (*Oryza sativa* L.) en el sistema de producción de semillas certificadas en Portuguesa. Tesis Ms.C. Postgrado de Agronomía. Universidad Central de Venezuela. Facultad de Agronomía, Maracay, Venezuela. 65 p.
- Singh, R. J. e Ikehashi, H. 1981. Monogenic male-sterility in rice: induction, identification and inheritance. *Crop Sci.* 21:286-288.
- Sneath, P. y Sokal, R. 1973. Numerical taxonomy. Freeman and Company. San Francisco, California, USA. 573 p.
- Temnykh, S.; Park, W.; Ayres, N.; Cartinhour, S.; Hauck, N.; Lipovich, L.; Gu Gho, Y.; Ishii, T.; y McCouch, S. 2000. Mapping and genome organization of microsatellite sequences in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor. Appl. Genet.* 100:697-712.
- Velásquez, R. 2001. Control genético de tres sistemas isoenzimáticos en arroz (*Oryza sativa* L.). Trabajo de ascenso a Asistente. Facultad de Agronomía. Universidad Central de Venezuela, Maracay, Venezuela. 85 p.

CAPÍTULO 6



Mejoramiento Poblacional Participativo del Arroz: Nueva Metodología Adaptada a las Necesidades de Pequeños Productores de América Central y el Caribe

Gilles Trouche

Investigador del "Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement—Département des cultures annuelles" (CIRAD-CA), en el proyecto colaborativo CIRAD/CIAT, LM 172, Managua, Nicaragua. Tel : (505) 270 99 65.
Correo electrónico: g.trouche@cgiar.org

Contenido

Resumen

Abstract

Introducción

Objetivos del mejoramiento

Diagnóstico de problemas de producción y demandas de los productores

Material genético disponible para mejoramiento participativo

Mejoramiento poblacional y creación de líneas

- Creación y enriquecimiento de poblaciones
- Mejoramiento poblacional
- Extracción de líneas de las poblaciones

Selección participativa de líneas avanzadas o de variedades

Perspectivas del trabajo en la región

Resultados esperados

Referencias

RESUMEN

El mejoramiento participativo (MP) es un concepto nuevo del mejoramiento genético que, comparado con el mejoramiento convencional, busca descentralizar e involucrar más a los productores y los otros anillos de la cadena productiva del cultivo en todo el proceso de desarrollo de las variedades. El MP pretende principalmente responder a las necesidades de los pequeños campesinos de las zonas pobres y marginales a quienes el mejoramiento convencional no pudo ofrecer variedades. Dentro del marco de un nuevo proyecto de investigación entre el CIAT y el CIRAD, se propone desarrollar un programa de MP del arroz de secano para América Central y el Caribe con los métodos del mejoramiento poblacional. Este proyecto se inició en abril del 2002 en Nicaragua y Honduras. El objetivo de este capítulo es presentar las estrategias propuestas en ese trabajo enfatizando las etapas iniciales de diagnóstico y de selección participativa con materiales ya disponibles; y presentar las etapas de mejoramiento poblacional y de extracción de líneas mejoradas para responder a las demandas específicas de cada zona de producción. Al final se incluyen las expectativas en cuanto a la utilización de esta metodología en la región.

PARTICIPATORY POPULATION IMPROVEMENT OF RICE: A NEW METHODOLOGY ADAPTED TO THE NECESSITIES OF SMALL FARMERS IN CENTRAL AMERICA AND THE CARIBBEAN

ABSTRACT

Participatory plant breeding (PPB) is a new concept in genetic improvement that, in contrast to conventional breeding, seeks to decentralize the development of varieties by involving farmers and other links in a crop's production chain. PPB intends mainly to answer the needs of small farmers of poor and marginal areas for whom conventional breeding cannot offer new varieties. Within the framework of a new research project, CIAT and CIRAD began, in April 2002, an upland-rice PPB programme, using population improvement methods. Although currently implemented in Nicaragua and Honduras, the programme will extend to all Central America and the Caribbean. This chapter presents the strategies proposed for this work, emphasizing initial diagnosis stages and participatory selection of already available material. The paper also describes stages of population improvement and extraction of improved lines to respond to the specific demands of each production zone. Finally, the expectations for the use of this methodology in the region are included.

INTRODUCCIÓN

El arroz es un componente importante de la dieta alimenticia de las poblaciones urbanas y rurales en América Central y el Caribe, razón por la cual es considerado un grano básico en los países de la región. La producción de arroz bajo condiciones de riego y secano en América Central y el Caribe (Cuba, Haití y República Dominicana) está cerca a los 2,4 millones de toneladas con una superficie total de 630.000 ha (FAO, 2002). Aunque tal producción no permite cubrir la demanda de consumo de esos países, sí constituye un fuerte componente de la seguridad alimentaria. Agricultores pequeños y medianos hacen parte importante de esa producción, sobre todo de la de secano.

El mejoramiento poblacional (MP) de arroz mediante la selección recurrente es un método de mejoramiento genético que produce resultados a mediano y largo plazo y que permite, mediante la utilización de una base genética amplia y un gen de androesterilidad para facilitar las etapas de cruzamientos, aumentar la frecuencia de los alelos favorables y por lo tanto de las combinaciones deseadas. Este método se justifica en el caso de una selección simultánea sobre varias características con

determinismo genético complejo como la adaptación a las condiciones locales de cultivo, la resistencia a las enfermedades y plagas, el rendimiento y la calidad de grano (Châtel y Guimarães, 1997).

El uso del MP se justifica también cuando la preservación de la diversidad genética es un objetivo *per se* simultáneo a la ganancia genética. Un ejemplo es la preservación de la diversidad de las variedades criollas en una región de diversificación de este cultivo, cuando tal diversidad está amenazada por factores climáticos, biológicos o socio-económicos (Almekinders y Elings, 2001; Trouche *et al.*, 2001).

El mejoramiento genético participativo (MGP) es un nuevo concepto de mejoramiento genético, desarrollado en primer lugar para responder a la demanda de variedades mejoradas de los pequeños campesinos de las zonas pobres o marginales para quienes el mejoramiento convencional fue poco exitoso. El MGP propone involucrar más a los productores y a los diferentes anillos de la cadena productiva del cultivo durante las diferentes etapas de desarrollo de las variedades (Ashby *et al.*, 1996). Además, el método tiene en cuenta las condiciones específicas de los ambientes meta como clima, suelos y prácticas culturales entre

otras; para obtener un mejor control de las interacciones genotipo por ambiente, que con frecuencia son muy fuertes en el caso de los sistemas de producción poco intensificados (Ceccarelli *et al.*, 1996).

Los objetivos del MGP son:

- a) Ganancias en la productividad, incluyendo un incremento de la calidad y del valor agregado.
- b) Mejor eficacia del trabajo de mejoramiento por considerar mejor las demandas y preferencias de los productores y otros usuarios y las condiciones del medio
- c) Conservación dinámica de la biodiversidad.
- d) Fortalecimiento de las capacidades de los grupos u organizaciones de productores (Sperling *et al.*, 2001).

El MGP puede involucrar a los productores en diferentes etapas del proceso de evaluación y de selección de las futuras variedades y presentar varios niveles de implicación de los productores en las tomas de decisión (Sperling *et al.*, 2001).

En el MGP, en general, se distinguen la selección varietal participativa ("Participatory Varietal Selection" o PVS) que consiste en una evaluación y selección con los productores entre líneas avanzadas y/o variedades, y la creación varietal participativa ("Participatory Plant Breeding" o PPB) que involucra los productores en las

generaciones de selección entre las poblaciones segregantes (Witcombe *et al.*, 1996).

Cuando se involucran los productores desde las primeras generaciones de segregación (F_2 o F_3) y cuando se desea llevar a cabo el trabajo de selección bajo sus propias condiciones, o sea en sus propias parcelas, el MGP debe necesariamente utilizar en total, un menor número de plantas (ya sea menos cruzamientos o menor número de plantas por combinación F_2) comparado con un programa convencional en una estación experimental. En cuanto a esta limitante, algunos autores consideran que el MGP —por partir del principio que existe un buen conocimiento de las necesidades específicas de producción y de las ventajas y desventajas de las variedades usadas por los productores— debe escoger una estrategia donde se efectúen pocos cruzamientos, seleccionando con rigor los progenitores y un gran número de plantas en la generación F_2 (Witcombe y Virk, 2001).

Otra estrategia que aconseja el MGP es el mejoramiento poblacional, trabajado con una base genética estrecha y un germoplasma bien escogido y asociado a la selección recurrente. Este se puede aplicar en el caso de las plantas autógamas cuando varias características están bajo

selección y se observa un aumento en la proporción de recombinaciones que limitan los riesgos de la estrategia de pocos cruzamientos (Witcombe y Virk, 2001).

El proyecto MGP de arroz de secano para América Central y el Caribe, llevado a cabo por el “Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement” (CIRAD), Montpellier, Francia, y el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia, se inició en abril del 2002 en Nicaragua y Honduras, con sede en Managua, Nicaragua.

El objetivo de este capítulo es presentar las estrategias que se siguen con ese trabajo, enfatizando las etapas de mejoramiento poblacional y extracción de líneas mejoradas. Además se incluyen las expectativas respecto a la utilización de la metodología en la región, todo, dentro del mejoramiento participativo.

OBJETIVOS DEL MEJORAMIENTO

El establecimiento de los objetivos del mejoramiento genético y de las prioridades debe definirse para cada región y sistema de producción, siguiendo los resultados del trabajo preliminar de caracterización de los sistemas (diagnóstico), que se realizará en algunos municipios de referencia. Para iniciar este

proyecto, sin embargo, se conocen cuatro grupos de objetivos generales bien establecidos, cuya clasificación puede cambiar según la zona y las metas de producción. Estos son:

- a) Adaptación a las condiciones del medio ambiente.
- b) Incremento de la productividad.
- c) Calidad de grano adecuada para el mercado.
- d) Alto nivel de estabilidad de resistencia a las plagas y enfermedades, en particular a la Piricularia causada por *Pyricularia grisea* Sacc.

Al comenzar el proyecto se considerará la adaptación a las condiciones del medio ambiente y el manejo del cultivo como el objetivo más importante para asegurar la futura adopción de una nueva variedad. Ello se podrá alcanzar analizando y caracterizando el comportamiento de los recursos genéticos disponibles localmente y/o introducidos, recursos que pueden tener la adaptación necesaria a los factores limitantes generales de la producción como son los estreses bióticos y abióticos.

El aumento de la productividad de granos es casi siempre una prioridad para los productores. De otro lado, las características del grano deben satisfacer las exigencias locales para el autoconsumo y para la venta de excedentes de cosecha

(calidad molinera para la transformación y el procesamiento). Finalmente, la resistencia a las principales plagas y enfermedades es a menudo una prioridad de mejoramiento sobre todo cuando son pequeños agricultores que tienen poco acceso a los créditos para comprar pesticidas.

DIAGNÓSTICO DE PROBLEMAS DE PRODUCCIÓN Y DEMANDAS DE LOS PRODUCTORES

La implantación de este proyecto empezó por el diagnóstico o caracterización realizado a través de reuniones o talleres con grupos de productores organizados, lo cual se efectuó en colaboración con los actores locales destacados como la investigación y las organizaciones no gubernamentales (ONG) y campesinas. Mediante el uso de herramientas de investigación participativa —entre ellas entrevistas individuales semi-estructuradas, entrevistas con informantes claves y reuniones con grupos enfocados— se busca obtener un buen conocimiento de los sistemas de producción (medio ambiente, prácticas, variedades utilizadas, fuentes y los modos de adquisición de la semilla, etc.), tipo de contexto socio-económico e institucional y así identificar los principales problemas de producción y/o de

comercialización o utilización. Al final, este trabajo de diagnóstico permite definir, junto con los productores, los objetivos del mejoramiento varietal (Weltzien *et al.*, 1996).

Como parte de ese diagnóstico se realizarán también ensayos *in situ* de evaluación y PVS de líneas y variedades fenotípicamente diversificadas. A través de algunas herramientas específicas de "Participatory Rural Appraisal" (PRA), como discusiones con grupos enfocados, y ejercicios de "preference matrix ranking" y de "scoring" (Subedi *et al.*, 2000), es posible obtener un mejor conocimiento de cómo los agricultores aprecian una variedad (las características más importantes a considerar, los criterios de selección o de descarte, etc.) y cuáles son las prioridades y preferencias para escoger una variedad.

Esta etapa puede también traer nuevas demandas de parte de los productores con respecto a características nuevas que ellos no conocían de sus propias variedades o viceversa, es decir, subrayar características esenciales de adaptación o de calidad de grano que poseen algunas variedades criollas que justificarían la incorporación de éstas a la diversidad de las poblaciones de trabajo.

Finalmente, esta fase de diagnóstico también permitirá identificar los productores o

productoras más expertos con quienes se podrá desarrollar el futuro trabajo de creación participativa de nuevas variedades.

MATERIAL GENÉTICO DISPONIBLE PARA MEJORAMIENTO PARTICIPATIVO

Para ganar tiempo y empezar este proyecto de MGP se van a utilizar diferentes tipos de materiales genéticos de arroz desarrollados durante los trabajos colaborativos del CIRAD, CIAT y “Embrapa Arroz e Feijão”. Estos materiales son de dos tipos:

- a) Poblaciones de polinización abierta
 - Poblaciones PCT-4, PCT-11 y PCT-13 de amplia base genética desarrolladas por el proyecto arroz CIAT/CIRAD, en Cali, Colombia, para el ecosistema de secano de sabanas con suelos ácidos; y población CNA-7 producida para los “Cerrados” por “Embrapa Arroz e Feijão”, Goiânia, Brasil.
 - Poblaciones de base genética estrecha del proyecto arroz CIAT/CIRAD como PCT-17 para zonas de laderas de alta altitud con problemas de frío y PCT-18 para zona de sabanas y laderas de baja altitud.
- b) Líneas avanzadas y variedades
 - Líneas avanzadas y uniformes desarrolladas para

condiciones de secano no favorecido, precoces, de buen rendimiento y calidad de grano procedentes de la población PCT-4 mejorada después de dos ciclos de selección recurrente.

- Variedades de diversos orígenes y adaptadas a diferentes condiciones de secano con resistencia estable a Piricularia como CIRAD 361, CIRAD 364, CIRAD 367 y CIRAD 409.

MEJORAMIENTO POBLACIONAL Y CREACIÓN DE LÍNEAS

Creación y enriquecimiento de poblaciones

Para iniciar el trabajo donde el proyecto va a intervenir se optó por utilizar algunas poblaciones con base genética amplia y estrecha ya disponibles en el proyecto arroz del CIAT/CIRAD. Sin embargo, se considerará la posibilidad de incorporar a esas poblaciones materiales criollos para aportar, por ejemplo, una adaptación específica a algunas condiciones del medio ambiente, una resistencia estable a una enfermedad, o una calidad de grano específica (para autoconsumo). Todo ello con base en los resultados de la fase de diagnóstico y en los primeros ensayos de evaluación de la adaptación de esas poblaciones y de las líneas y variedades *in situ*. La incorporación de nueva

variabilidad identificada localmente que puede contribuir con una mejor adaptación de las poblaciones introducidas se podrá realizar de dos maneras, según el tipo de población enfocado y según el plazo de desarrollo de nuevas variedades:

- Enriquecimiento de poblaciones de amplia base genética para un mejoramiento poblacional y un desarrollo varietal a mediano y largo plazo.
- Creación de nuevas poblaciones de base genética estrecha enfocada más hacia a objetivos específicos para una más rápida mejora y extracción de líneas segregantes.

En ambas situaciones estas nuevas poblaciones se considerarán como de sitio específico. En realidad para las poblaciones de base genética amplia, el trabajo de mejoramiento poblacional y la ampliación de la base genética deben coexistir de manera permanente.

Cabe resaltar que la incorporación directa de nuevo germoplasma, criollo o exótico, para buscar una adaptación específica o una resistencia a una nueva plaga en una población ya mejorada, puede provocar un retroceso en el progreso genético de la productividad, altura de planta, precocidad o calidad de grano, alejando los objetivos ya

definidos, como lo menciona Chaves (1997). Por eso, se aconseja que la incorporación del nuevo material se haga primero a través de poblaciones intermedias y, después de varios intercruzamientos entre estos materiales y la población mejorada, introducir a la población principal (Gallais, 1990). Morais *et al.* (2000) presentan la alternativa de cruzar cada nuevo progenitor con la población y evaluar los cruces individuales, antes de mezclar las semillas de todas las combinaciones individuales. Châtel *et al.* (1997) describen un ejemplo de la utilización de esa estrategia para crear la PCT-4\0\0\0.

Mejoramiento poblacional

A partir de las diferentes poblaciones disponibles el propósito será mejorarlas mediante selección recurrente. Se buscará adaptación a las condiciones locales de producción, rendimiento (grano y calidad molinera) y demás objetivos de mejoramiento identificados durante el diagnóstico y las etapas del PVS.

Como anota Gallais (1990), gracias a la sucesión de varios ciclos cortos de selección seguidos por intercruzamientos, la selección recurrente debe proporcionar una ganancia genética para los caracteres bajo selección y simultáneamente permitir la conservación de una importante diversidad genética.

Para este trabajo se propone una estrategia que siga las etapas descritas a continuación (Figura 1).

Los productores involucrados en el trabajo de mejoramiento poblacional, y dada la posibilidad de extraer líneas segregantes en cualquier etapa del proceso, podrán intervenir desde las primeras fases de selección (plantas S_0). Para ello, sin embargo, se necesita una capacitación dirigida a productores/fitomejoradores para enseñarles algunas bases prácticas de la biología de reproducción, genética y mejoramiento. Se les puede enseñar, entre otras cosas prácticas, por ejemplo, cómo efectuar cruzamientos, qué esperar de estos o cuál es el nivel de heredabilidad de los diferentes criterios bajo selección. Con ello se puede involucrar a los productores a partir de la selección *in situ* de plantas S_0 fértiles dentro de la población base, enfocando ésta hacia las características más heredables como son precocidad, altura de planta y tamaño de granos.

En la generación siguiente se podrían probar las descendencias $S_{0:1}$, *ex situ*, durante la estación de verano y/o del próximo invierno para resistencia a las principales enfermedades, en particular Piricularia, utilizando una metodología ya aplicada por el CIAT (Vales, 2002) y para

calidad de grano. Durante el segundo año se realizarán pruebas precoces de rendimiento en condiciones de competencia inter-plantas en parcelas campesinas, sobre las líneas $S_{0:2}$ procedentes de las mejores familias evaluadas antes. Los agricultores evaluarán estas familias, para rendimiento y para las demás características agronómicas y del grano y ellos mismos realizarán la selección final de las mejores líneas (Cuadro 1). Eso no significa que en los mismos ensayos el fitomejorador no pueda también efectuar sus propias selecciones con objetivos más generales o diversificados. En cada ciclo se recombinarán las mejores familias (utilizando semilla remanente de plantas de generaciones S_0 o $S_{0:1}$) procedentes de esa triple selección (adaptación a las condiciones de producción, rendimiento y resistencia) para dar origen a una nueva y mejor población (Figura 1).

El uso del mejoramiento poblacional en este proyecto es posible por dos razones principales:

- Ya están disponibles varias poblaciones de base genética amplia y estrecha adaptadas a diferentes condiciones y problemas de producción similares a los de esta región.
- Durante cada estación de verano, contando con la colaboración del proyecto

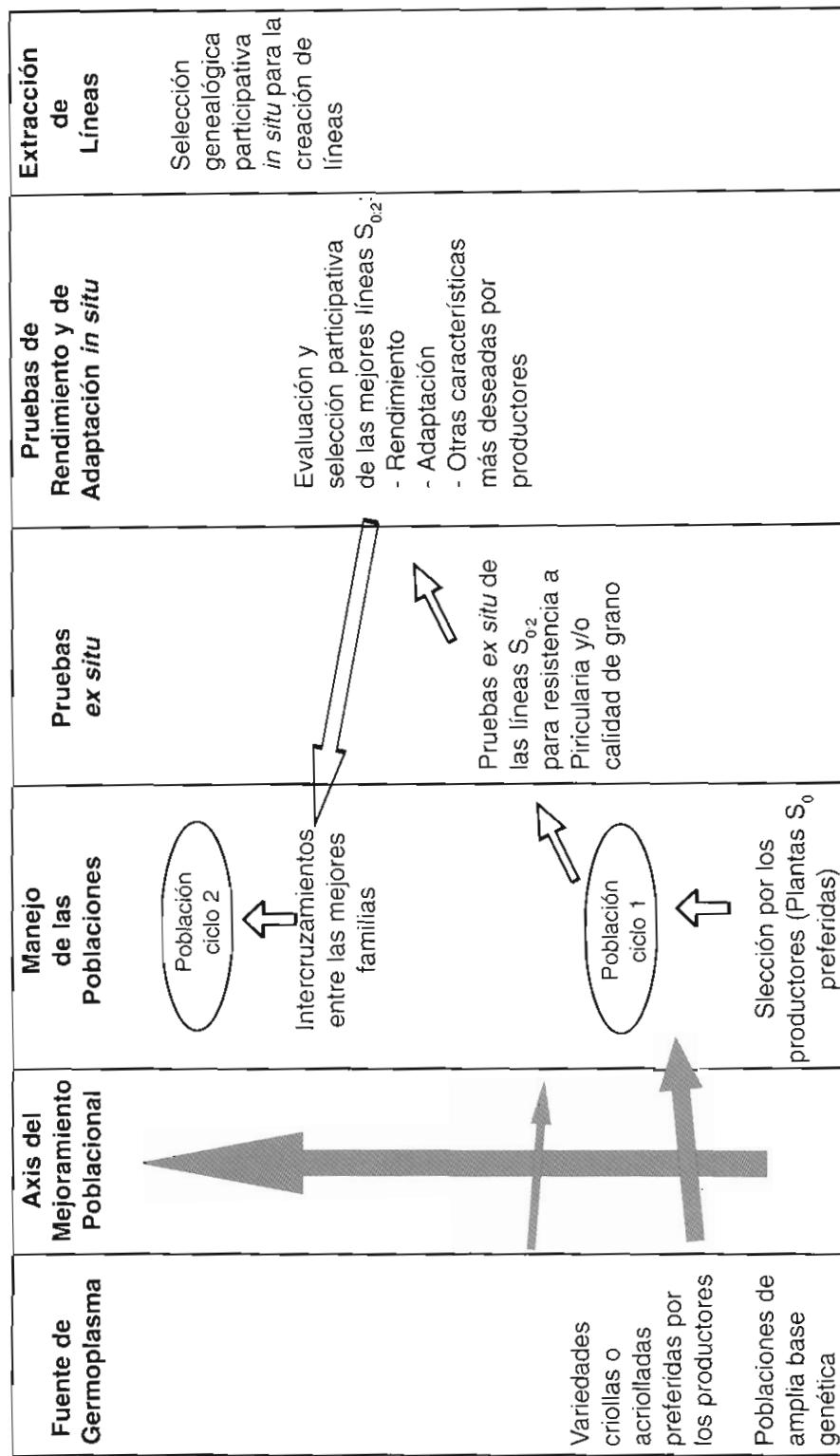


Figura 1. Esquema del mejoramiento poblacional y extracción de líneas.

Cuadro 1. Esquema de mejoramiento poblacional participativo incluyendo la participación de los productores y de los investigadores en las diferentes etapas del proceso.

Generación	Época	Localidad	Objetivo	Papel de los productores	Papel del investigador
S_0 - Población base o poblaciones mejoradas	Invierno año 1 (ciclo normal de cultivo)	Finca de productores o sitios de experimentación ubicados en la zona meta	Selección de productores para adaptación a las condiciones locales de producción y según sus preferencias	1) Cada grupo de productores escoge 50 plantas S_0 fértiles según sus propios criterios de selección, con enfoque sobre características de alta heredabilidad 2) 5-10 grupos capacitados productores/sitios 3) 250-500 plantas	Selección a para objetivos más generales
S_{01}	Verano año 1 y/o invierno año 2	Estación experimental (<i>ex situ</i>)	Pruebas específicas para la resistencia a enfermedades, plagas y calidad de grano	Pruebas <i>ex situ</i> de las descendientes S_{01} para los objetivos descritos y selección de los mejores S_{02}	Selección a para objetivos más generales
S_{02}	Invierno año 2	Finca de productores	Evaluación en condiciones de producción para rendimiento y otras características agronómicas	1) Cada grupo de productores involucrado en la etapa 1 selecciona entre 20 y 50 plantas fértiles dentro de las mejores, según apreciaciones en el campo y resultados de rendimiento 2) El total de 200-500 descendencias S_1 está disponible por sitio para la fase de recombinación y creación de la nueva población	Selección a para objetivos más generales
Recombinación	Verano año 2	Estación experimental	Cruzamientos	Revisar cruzamientos para garantizar la recombinación completa y no sesgada	

arroz del CIAT, en Cali, Colombia, se podrá realizar una evaluación y selección de las líneas seleccionadas por los agricultores y el fitomejorador para resistencia a Piricularia y calidad de grano. Cabe mencionar que eso será posible en la medida en que se facilite el intercambio de semillas por acuerdos entre los servicios de protección vegetal de Nicaragua y Colombia.

Extracción de líneas de las poblaciones

Como el interés principal del agricultor que participa del proceso es obtener nuevas variedades y no mejorar la población, la estrategia que se utilizará contará con la alternativa de escoger las mejores familias $S_{0:1}$, procedentes de la selección de los agricultores. Esas familias se avanzarán utilizando el método genealógico durante tres años, y se realizarán pruebas de rendimiento en fincas de productores en varios sitios de la zona meta durante la época de invierno.

La comprobación de la resistencia a la Piricularia y/o plagas o enfermedades varias se realizará en invernadero o en parcela de riego durante la época de verano, lo cual permite pensar en programas de desarrollo varietal con duración de tres años. De manera similar

a lo propuesto para la estrategia de mejoramiento poblacional, la selección final de las líneas para la etapa siguiente en cada generación se efectuará conjuntamente entre productores y fitomejorador.

SELECCIÓN PARTICIPATIVA DE LÍNEAS AVANZADAS O DE VARIEDADES

Esta fase, adicional al diagnóstico y previa al mejoramiento poblacional, empezó con un taller de explicación de los objetivos y del método de trabajo y de planeación de las actividades. Otro taller se organizó durante el ciclo de cultivo para definir con los productores los criterios prioritarios para evaluar y/o seleccionar las variedades y, en el mismo día realizar la evaluación.

Este trabajo se debe realizar por lo menos en tres fechas:

- Al final del periodo vegetativo o inicio de la fase reproductiva.
- Al momento de la madurez de los granos.
- Después de la cosecha para pruebas de degustación, si uno de los objetivos de producción es el autoconsumo.

Para facilitar el manejo del proceso, ello se realiza con diferentes grupos de productores, de 5 a 10 personas, considerando criterios

adecuados de agrupamiento como nivel social, género o ubicación geográfica. Al momento de madurez y de cosecha se pide a cada grupo de productores que seleccione entre 5 y 10 líneas o variedades que más prefieren (o que reúnen el mayor número de características deseadas). Estas se evaluarán de nuevo el año siguiente ya sea en el mismo sitio, si existe una estratificación agro-ecológica de la zona, o en varios sitios representativos de ésta.

De los varios ejemplos de trabajos en PVS que se encuentran en la literatura con una buena descripción de la metodología utilizada, se pueden mencionar los de Weltzien *et al.* (1996), con el millo en Rajasthan, y de Sthapit *et al.* (1996), con arroz en Nepal.

De este trabajo ya se podrán identificar materiales que puedan responder a las necesidades inmediatas de los productores.

En este caso el proyecto, con los socios, apoyará el proceso de evaluación y validación de esos materiales en una escala más grande y también dará un apoyo a la producción de semillas. Se supone también que esta fase permitirá definir las limitaciones o fallas de esos materiales y así dar las orientaciones necesarias para el desarrollo del esquema de mejoramiento participativo usando el mejoramiento poblacional.

PERSPECTIVAS DEL TRABAJO EN LA REGIÓN

El proyecto está comenzando sus actividades en Nicaragua, país donde la producción arrocera de secano es una tradición y cubre varias condiciones de producción con pequeños y medios productores. A corto plazo el proyecto espera desarrollar colaboraciones con otros países de América Central como Guatemala y Honduras, y del Caribe, como Haití y Cuba. Este último ya tiene experiencia con el mejoramiento poblacional (Polanco *et al.*, 2000). Estos trabajos buscan diseminar la idea del mejoramiento poblacional participativo y traer a los países las experiencias disponibles en la región.

RESULTADOS ESPERADOS

Este trabajo de mejoramiento participativo y descentralizado, es decir manejado con los productores en sus condiciones reales de producción, debe permitir la obtención de una gama diversificada de nuevas poblaciones y líneas mejoradas que responden a la diversidad de condiciones y de objetivos de producción de cada región meta (Figura 2). A través de esa profunda colaboración entre fitomejoradores y productores, el proyecto debe también facilitar intercambios de conocimiento y

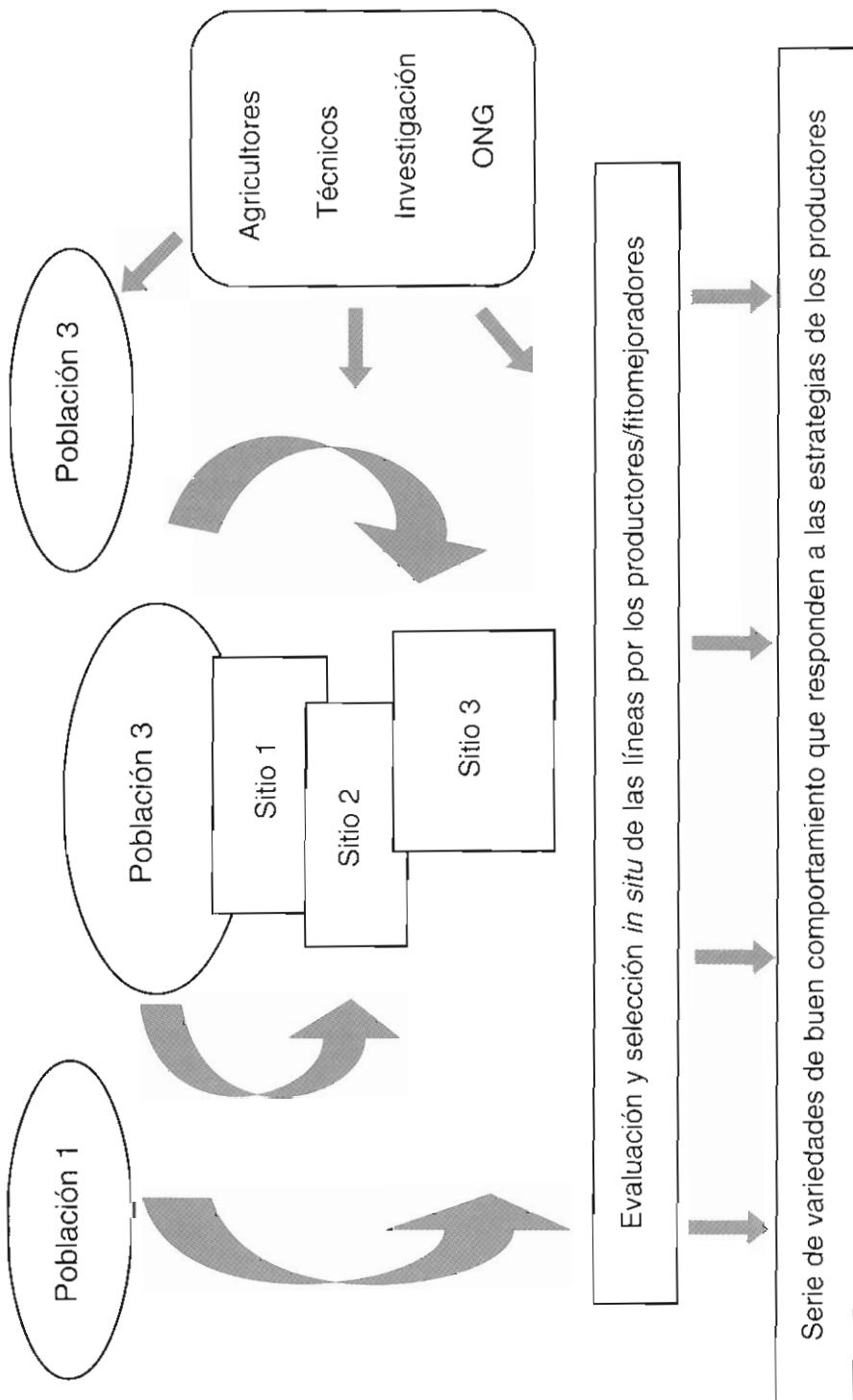


Figura 2. Esquema general de la selección participativa y descentralizada.

de experiencia que serán útiles tanto para el mejoramiento convencional como para el MGP. El proyecto también debe contribuir a reforzar las capacitaciones y las dinámicas de grupo de los productores para la experimentación en general ,y para la evaluación y la selección de plantas y variedades. Como resultado principal de este proyecto, se espera poder mejorar poblaciones que cumplan en su totalidad con las demandas de los agricultores, pues ellos estarán involucrados en todas las etapas, de principio a fin. El resultado de esa mejora será un incremento en las posibilidades de desarrollar líneas que resulten en variedades para los pequeños agricultores de América Central y el Caribe.

REFERENCIAS

Ashby, J. A.; Gracia, T.; Guerrero, María del Pilar; Quiros, C. A.; Roa, J. I.; y Beltran, J. A. 1996. Innovation in the organization of participatory plant breeding. En: Eyzaguirre, P. e Iwanaga, M. (eds.). *Participatory plant breeding. Proceedings of a workshop on participatory plant breeding, 26-29 July 1995, Wageningen, The Netherlands, International Plant Genetic Resources Institute (IPGRI), Rome, Italy.* p. 77-97.

Almekinders, C. J. M. y Elings, A. 2001. Collaboration of farmers and breeders: Participatory crop improvement in perspective. *Euphytica* 122:425-438.

Ceccarelli, S.; Grando, S.; y Booth, R. H. 1996. International breeding programmes and resources-poor farmers: crop improvement in difficult environments. En: Eyzaguirre, P. e Iwanaga, M. (eds.). *Participatory plant breeding Proceedings of a workshop on participatory plant breeding, 26-29 July 1995, Wageningen, The Netherlands, International Plant Genetic Resources Institute (IPGRI), Rome, Italy.* p. 99-116.

Châtel, M. y Guimarães, E. P. 1997. Recurrent selection in rice, using a male sterile gene. 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.

Châtel, M.; Guimarães, E. P.; Ospina, Y.; y Borrero, J. 1997. Utilización de acervos genéticos y poblaciones de arroz de secano que segregan para un gen de androesterilidad. En: Guimarães, E. P. (ed.). *Selección recurrente en arroz. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia.* p. 125-138.

Chaves, L. J. 1997. Criterios para escoger progenitores para un programa de selección recurrente. En: Guimarães, E. P. (ed.). *Selección recurrente en arroz. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia.* p. 13-24.

FAO. 2002. Datos estadísticos de producción agrícola. FAOSTAT. <http://www.fao.org> (consultada en Julio del 2002).

- Gallais, A. 1990. Théorie de la sélection en amélioration des plantes. Collection des sciences agronomiques. Masson, Paris, Francia. 588 p.
- Moraes, O. P. de; Castro, E. da M. de; Sant'Ana, E. P.; y Neto, F. P. de M. 2000. Evaluación y selección de los progenitores: Población CG2 de arroz de terrazas altas. En: Guimarães, E. P. (ed.). Avances en el mejoramiento poblacional en arroz. Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, Brasil. p 210-220.
- Polanco, R. P.; Châtel, M.; y Guimarães, E. P. 2000. Mejoramiento poblacional del arroz en Cuba: Situación actual y perspectivas. En: Guimarães, E. P. (ed.). Avances en el mejoramiento poblacional en arroz. Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, Brasil. p.131-144.
- Sperling, L.; Ashby, J. A.; Smith, M. E.; Weltzien, E.; y McGuire, S. 2001. A framework for analyzing participatory plant breeding approaches and results. *Euphytica* 122:439-450.
- Sthapit, B. R.; Joshi, K. D.; y Witcombe, J. R. 1996. Farmer participatory crop improvement III. Participatory plant breeding, a case study for rice in Nepal. *Experimental Agriculture* 32:479-496.
- Subedi, A.; Joshi, K.; Shrestha, P.; y Sthapit, B. 2000. Experiences in participatory approaches to crop improvement in Nepal. En: Friis-Hansen, E. y Sthapit, B. (eds.). Participatory approaches to the conservation and use of plant genetic resources. International Plant Genetic Resources Institute (IPGRI), Rome, Italy. p. 90-102.
- Trouche, G.; Vaksmann, M.; Reyniers, F.-N.; Konate, G.; Touré, A.; Weltzien, R. E.; Sautier, D.; y De Raissac, M. 2001. Préservation de l'agrobiodiversité du sorgho in situ au Mali et au Burkina par l'amélioration participative des écotypes locaux. En: Proceedings of the International conference on Participatory plant breeding and participatory plant genetic resource enhancement in Africa, mai 2001, Bouaké, Côte-d'Ivoire. (En imprenta).
- Vales, M.; Dossmann J.; Salazar, S.; García, J.; Muñoz, C.; Salgado, S.; Paz, O.; y Muñoz, H. 2002. Selección recurrente y mejoramiento participativo del arroz de secano con tolerancia al frío para pequeños productores de las cordilleras colombianas. En: Actos del II Taller internacional de mejoramiento de arroz de secano, Marzo 5-9, Santa Cruz, Bolivia 2002. (En imprenta).
- Weltzien, R. E.; Whitaker, M. L.; y Anders, M. M. 1996. Farmer participation in pearl millet breeding for marginal environments. En: Eyzaguirre, P. e Iwanaga, M. (eds.). Participatory plant breeding. Proceedings of a workshop on participatory plant breeding, 26-29 July 1995, Wageningen, The Netherlands. International Plant Genetic Resources Institute (IPGRI), Rome, Italy. p. 128-143.
- Witcombe, J. R. y Virk, D. S. 2001. Number of crosses and population size for participatory and classical plant breeding. *Euphytica* 122:451-462.
- Witcombe, J. R.; Joshi, A.; Joshi, K. D.; y Sthapit, B. R. 1996. Farmer participatory crop improvement I. Varietal selection and breeding, methods and their impact on biodiversity. *Experimental Agriculture* 32: 443-460.



PARTE II

AVANCES

CAPÍTULO 7



Exploración de los Recursos Genéticos del Arroz en Argentina a través del Mejoramiento Poblacional

María Antonia Marassi

María Antonia Marassi¹

Juan Eduardo Marassi²

Marc Châtel³

Yolima Ospina⁴

1. Catedrática de fisiología vegetal, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional del Nordeste (UNNE), C. C. 209, 3400 Corrientes, Argentina.

2. Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad Nacional de La Plata, C.C. 31, 1900 La Plata, Buenos Aires, Argentina.

3. Fitomejorador de arroz del “Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement—Département des cultures annuelles” (CIRAD-CA) en el proyecto arroz CIRAD/CIAT, A. A. 6713, Cali, Colombia.

Correo electrónico: m.chatel@cgiar.org

4. Asistente de investigación del proyecto arroz del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), A. A. 6713, Cali, Colombia.

Correo electrónico: y.ospina@cgiar.org

Contenido

Resumen

Abstract

Introducción

Creación y manejo de nuevas poblaciones

- Poblaciones introducidas
- Población de base genética estrecha
- Población de base genética amplia
- Población PARG-3\0\0\0
- Caracterización de la población PARG-3\0\0\1
- Manejo de la población PARG-3\0\0\1

Estrategias de selección de líneas fijas

Planes futuros

Agradecimientos

Referencias

RESUMEN

La aparente estrechez de la base genética, provocada por los métodos convencionales de mejoramiento y las dificultades de obtención e intercambio de germoplasma, ha estimulado a Argentina a invertir en la exploración de los recursos genéticos mediante mejoramiento poblacional. Tales actividades se iniciaron en 1996 con la introducción de las poblaciones PCT-6; PCT-7 y PCT-8, entre las cuales esta última se escogió como base para el trabajo por presentar el mejor comportamiento. Se crearon sólo dos poblaciones como fuente de variabilidad para el proceso convencional de mejoramiento (PARG-1 y PARG-2), y una tercera (PARG-3) para iniciar un programa de mejoramiento poblacional mediante selección recurrente. Las poblaciones PCT-8\0\0\2 y PARG-3\0\0\1 se caracterizaron para cambios provocados por la introducción de líneas seleccionadas en Argentina a la PCT-8. Se utilizaron marcadores moleculares para comparar la variabilidad genética de la nueva población y la de las variedades comerciales. Además de las evaluaciones de todas las poblaciones introducidas se realizó el proceso de extracción de material para la obtención de líneas. Como resultado de estos trabajos hay más de 150 líneas en diferentes etapas en el proceso de selección y se inició el proceso de mejoramiento poblacional con la población PARG-3\0\0\1.

EXPLOITING THE GENETIC RESOURCES OF RICE IN ARGENTINA THROUGH POPULATION IMPROVEMENT

ABSTRACT

The apparently narrow genetic base of the rice crop in the region was caused by conventional breeding methods and difficulties in obtaining and exchanging germplasm. The country is, therefore, turning towards exploiting its own genetic resources through population improvement. Activities began in 1996 with the introduction of populations PCT-6, PCT-7 and PCT-8, of which the last was chosen, because it performed best, as the base population. Only two populations (PARG-1 and PARG-2) were developed as sources of genetic variability for conventional breeding, and a third (PARG-3) for population improvement through recurrent selection. Populations PCT-8\0\0\2 and PARG-3\0\0\1 were characterized to determine the changes resulting from introducing selected lines into PCT-8 in Argentina. Molecular markers were used to compare the new population's genetic variability with that of commercial varieties. Also carried out was the extraction of germplasm materials for obtaining lines. The result of these efforts comprises more than 150 lines in different stages of selection and the implementation of population improvement, beginning with PARG-3\0\0\1.

INTRODUCCIÓN

La exploración de los recursos genéticos del arroz en Argentina, a través de las técnicas convencionales de mejoramiento genético, ha contribuido de manera significativa al incremento de la producción del cultivo. El resultado de esa labor ha sido el desarrollo de innumerables variedades para el ecosistema de riego que predomina en el país. El principal método de mejoramiento utilizado para el desarrollo de estas variedades ha sido el de pedigrí. En fechas recientes varios autores han mencionado que esta alternativa parece estar llevando los programas de mejoramiento a menores progresos genéticos (Soares, 1992; Breseghello *et al.*, 1999; Rangel *et al.*, 2000), y que además ha contribuido a estrechar la base genética de las variedades liberadas en América Latina y el Caribe (Cuevas-Pérez *et al.*, 1992). Morais (1995) describe la secuencia del avance de las generaciones y el proceso de selección por los métodos convencionales de mejoramiento y hace énfasis en las consecuencias de estos sobre la variabilidad genética.

Las implicaciones que el estrechamiento de la base genética y el uso restrictivo de los recursos genéticos pueden causar son bien conocidas. Esto es uniformidad o falta de

variabilidad genética en un cultivo comercial que puede llevar a que los problemas bióticos y abióticos se amplíen y sean difíciles de solucionar.

Según Rangel y Neves (1997) el manejo de los recursos genéticos del arroz, a través de la explotación del germoplasma, utilizando la creación de poblaciones de amplia base genética y una metodología de mejoramiento que acumule genes favorables de manera continua, es una alternativa para contrarrestar estos limitantes. Entre los métodos disponibles el mejoramiento poblacional mediante la selección recurrente es el que mejor cumple con esos dos aspectos.

Además de esto, el intercambio de recursos genéticos entre países, e inclusive entre un país y los centros internacionales de investigación, es cada vez más difícil. La introducción, creación y manejo de poblaciones de amplia base genética es una alternativa adicional —y a veces la única— para que los programas nacionales de mejoramiento genético tengan acceso a nueva diversidad genética.

En Argentina se empezaron a explorar los recursos genéticos a través del mejoramiento poblacional en 1996, con la introducción y evaluación de tres poblaciones manejadas por el proyecto arroz, en el cual colaboran el Centro Internacional

de Agricultura Tropical (CIAT) y el “Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement” (CIRAD), en Cali, Colombia (Marassi *et al.*, 2000). A partir de estos trabajos se desarrollaron poblaciones locales introduciendo nueva variabilidad genética a las poblaciones que mejor comportamiento tuvieron en las condiciones del país. Con base en ello se plantearon las siguientes actividades cuyos avances se reportan en este capítulo:

- Iniciar un programa de mejoramiento poblacional a través del uso del método de selección recurrente.
- Desarrollar poblaciones locales introduciendo nueva variabilidad genética a una de las poblaciones iniciales.
- Caracterizar esta nueva población.
- Evaluar y seleccionar plantas y familias obtenidas de éstas y manejar segregantes originados de las poblaciones en proceso de mejoramiento para producir líneas y variedades mejoradas para distribución comercial.

CREACIÓN Y MANEJO DE NUEVAS POBLACIONES

Poblaciones introducidas

En 1996 se introdujeron al país tres poblaciones, PCT-6, PCT-7 y PCT-8. Teniendo en

cuenta sus características agronómicas y su comportamiento en las condiciones locales de cultivo durante el año agrícola 1996/97, se seleccionó la PCT-8 como la más adaptada según los datos presentados por Marassi *et al.* (2000). Esta población se sometió a un proceso de mejoramiento poblacional basado en la evaluación y la recombinación de familias $S_{0:2}$.

Para aprovechar la variabilidad genética y el gen de androesterilidad presentes en PCT-6 y PCT-7 se crearon otras dos nuevas poblaciones (combinando sólo plantas obtenidas de esas dos bases), una de base genética estrecha (PARG-1) y otra de base genética amplia (PARG-2) (Marassi *et al.*, 2000). Ambas se desarrollaron con la finalidad principal de generar plantas fértiles S_0 y permitir el desarrollo de líneas fijas y la producción de variedades comerciales. En el año agrícola 1998/99 de estas dos nuevas poblaciones se seleccionaron 30 y 115 líneas, respectivamente.

Población de base genética estrecha

Para la creación de la población de base genética estrecha (PARG-1\0\0\0) se utilizaron las dos poblaciones identificadas como de menor potencial para el programa, es decir PCT-6 y PCT-7 y algunas líneas seleccionadas de PCT-8.

La creación de esta población se basó en la mezcla de las semillas de las plantas androestériles que se osecharon dentro de las mejores líneas $S_{0.1}$ fértiles derivadas de las plantas S_0 fértiles de cada una de las poblaciones. Este trabajo se realizó en Villaguay durante el año agrícola 1997/98 (Marassi *et al.*, 2000). El concepto de base genética estrecha se generó porque sólo se mezclaron, en proporciones iguales, 5, 3 y 15 líneas seleccionadas en cada una de las poblaciones PCT-6, PCT-7 y PCT-8, respectivamente. Como se observa, las consideraciones necesarias sobre tamaño ideal de muestreo para representar una población (Geraldi y Souza Jr., 2000) no se tuvieron en cuenta en este caso.

Durante 1998/99 se realizó la primera recombinación de la población mediante la cosecha de semillas sobre una muestra representativa de las plantas androestériles. Cabe resaltar que ello se realizó sólo con el objeto de aprovechar mejor la nueva variabilidad para el proceso de mejoramiento convencional (obtención de variedades comerciales). La nueva población se denominó PARG-1/0/0/1. En los años agrícolas 1999/2000 y 2000/01 se realizó un trabajo similar que permitió obtener las poblaciones PARG-1/0/0/2 y PARG-1/0/0/3, respectivamente.

Población de base genética amplia

Para crear la población de base genética amplia (PARG-2/0/0/0) se mezclaron, en proporciones iguales, las semillas obtenidas de las 80 plantas androestériles seleccionadas de las mejores descendencias de las plantas S_0 fértiles de las tres poblaciones originales (25 de la PCT-6, 18 de la PCT-7 y 37 de la PCT-8) con las semillas del segundo ciclo de recombinación de la población PCT-8, identificada como PCT-8/0/0/2 (Marassi *et al.*, 2000). La mezcla se preparó con igual cantidad de semillas de los dos grupos (grupo uno las PCT-6, PCT-7 y PCT-8, y grupo dos la PCT-8/0/0/2).

Durante 1999/2000 se sembró la mezcla en el campo y se cosecharon solamente las plantas androestériles, lo cual permitió obtener el primer ciclo de recombinación que se denominó PARG-2/0/0/1. De igual manera, durante el año agrícola 2000/01 se obtuvo el segundo ciclo de recombinación (PARG-2/0/0/2).

Como ya se anotó, esta población sólo se creó para extraer plantas fértiles y obtener líneas fijas. Por esta misma razón, ese material de ahora en adelante se utilizará simplemente para selección de las mejores plantas fértiles y para descendencia por pedigrí o cultivo de anteras.

Población PARG-3\0\0\0

Los avances obtenidos en esta etapa, descritos por Marassi *et al.* (2000), permitieron producir la población PARG-3\0\0\0. En el año agrícola 1999/2000, las semillas de esta población se sembraron en CIAT donde se realizó la primera recombinación (PARG-3\0\0\1) de la cual las semillas derivadas se enviaron a Argentina. Sin embargo, como este material sólo llegó al país en marzo del 2001 se decidió hacer su primera siembra en Corrientes, en el invernadero de la Facultad de Ciencias Agrarias, para caracterizar el germoplasma, realizar un segundo ciclo de recombinación y cosechar plantas para el cultivo de anteras.

El proceso de mejoramiento poblacional, mediante selección recurrente con base en la evaluación, selección y recombinación de familias $S_{0:2}$ y líneas de cultivo de anteras, se inició en el año 2001/02, en la localidad de Corrientes.

Caracterización de la población PARG-3\0\0\1

Aunque fuera de la época normal de la siembra del arroz en el país, se decidió seguir adelante con el trabajo para determinar el cambio ocurrido en la PCT-8\0\0\2 cuando se introdujo en ella nueva variabilidad. Para eso se evaluó la población PARG-3\0\0\1 para

caracteres fenotípicos que se consideran fundamentales en los programas de mejoramiento del país. La hipótesis del trabajo fue que los cambios habían contribuido a mejorar las debilidades observadas en la PCT-8\0\0\2, como bajo vigor y elevada altura de planta.

La población se sembró, junto con la PCT8\0\02 (población base), en la Facultad de Ciencias Agrarias, en Corrientes, durante marzo del 2001. La siembra se realizó a mano en surcos de 5,0 m de longitud espaciados a 0,15 m. Una vez alcanzados los 0,20 m de altura de planta se inició el riego manteniendo una lámina de agua de 0,10 m hasta la madurez de grano. No se aplicaron fertilizantes ni herbicidas; el control de malezas se realizó en forma manual, y la poca incidencia de los insectos no justificó la aplicación de insecticidas. La cosecha de las plantas fértiles de esta población, así como la de las seleccionadas para estabilizar por cultivo de anteras, se realizó durante agosto y septiembre del 2001.

Las evaluaciones realizadas fueron vigor, ciclo, altura y tipo de planta, ángulo de la hoja bandera, longitud de panícula, esterilidad y tipo de grano (relación largo/ancho), todas con base en las escalas propuestas por el IRRI (IRRI, 1988). Los datos se resumen en el Cuadro 1.

Para la descripción de las características que se presentan

Cuadro 1. Valores promedios, máximos y mínimos para las características agronómicas evaluadas en las poblaciones PARG-3(0)01y PCT-8(0)02 durante el 2001, en la Facultad de Ciencias Agrarias, Corrientes, Argentina.

Característica	Promedio			Máximo			Mínimo			DS ¹
	PARG-3(0)01	PCT-8(0)02	PARG-3(0)01	PCT-8(0)02	PARG-3(0)01	PCT-8(0)02	PARG-3(0)01	PCT-8(0)02	PARG-3(0)01	
Vigor ¹	3	5	1	1	5	9	1	1	1	±2
Altura de planta (cm)	95	105	120	120	70	80	15	15	15	±20
Tipo de planta ¹	3,5	2,5	5	7	1	1	1	1	1	±1
Días al 50% de la floración	90	100	125	125	75	80	14,8	14,8	14,8	±22,5
Ángulo de la hoja bandera ²	3,6	4,5	5	7	1	1	0,9	0,9	0,9	±0,5
Longitud de la panícula ²	29,8	31,5	35	37	26	28	2,9	2,9	2,9	±2,2
Exerción de la panícula ²	4,3	5	7	7	3	3	1,2	1,2	1,2	±0,9
Esterilidad de las espiguillas	3,7	4,5	6	7	1	1	0,8	0,8	0,8	±0,7
Desgrane ²	4,5	8,3	1	5	7	9	0,6	0,6	0,6	±0,7
Relación largo/ancho del grano ³	3,5	3,7	3,9	4	2,8	3,2	0,2	0,2	0,2	±0,5

1. Desviación Estándar.

2. Datos originarios del uso de la Escala de Evaluación propuesta por el IIRR (IIRR, 1988).

3. Informaciones colectadas en granos sin cáscara.

a continuación cabe resaltar que ambas poblaciones (PARG-3\0\0\1 y PCT-8\0\0\2) se sembraron en invernadero. La evaluación del vigor se realizó según la escala de 1 a 9, donde el grado 1 indica muy buen nacimiento y el 9 muy bajo. El comportamiento de PARG-3\0\0\1 fue muy superior al que había demostrado PCT-8 pues presentó un vigor de 3, contra 7 que había presentado esta última. Con respecto al ciclo de las plantas (días al 50% de la floración) esto fue de 90 días, que resulta adecuado para nuestras condiciones aunque presentó extremos muy marcados (125-70). La altura de las plantas de la PARG-3\0\0\1 estuvo entre el tamaño considerado semi-enano y el normal para las condiciones de Argentina, con una altura promedio de la población de 95 cm, que se adapta a lo que exigen los planes de mejoramiento.

Dentro de la escala de 1 al 5, de acuerdo con el ángulo que presentan las macollas con el eje vertical, 1 (abierto) las macollas presentan un ángulo superior a 70° respecto de la vertical, 5 (cerrado) las macollas presentan un ángulo menor a 45° con la vertical. El mayor porcentaje de plantas de la población tuvo un valor de 3,5. Para el ángulo de la hoja bandera también se utilizó la escala del IRRI (IRRI, 1988) donde 1 se refiere a hojas erectas y 7 a las pendientes. En

general, la población presentó un valor de 3,6, que habría que mejorar pues en los planes de mejoramiento se prefieren los valores más cercanos a 1. Además se observó que en su mayor parte las hojas banderas eran anchas (> de 4 cm) característica que ya se había observado en PCT-8\0\0\2.

La longitud de las panículas presentó un promedio de 29,8 cm para la población. En cuanto a la exsertión de las panículas, con base en la escala de 1 al 7, donde en el grado 1 la base de la panícula está bien separada del collar de la hoja bandera y en el 7 la base de la panícula queda dentro de la vaina de la hoja bandera, la población se mantuvo en un promedio de 4,3, es decir, con panículas poco exertas o en las que coincide la base de la panícula con el collar de la hoja bandera. Esta característica ya se había observado en la PCT-8\0\0\2 y debe continuar siendo mejorada.

Para determinar el grado de esterilidad se utilizó la escala de 1 a 9; donde el valor 1 representa panículas altamente fértiles (más del 90%) y 9 completamente estériles. La población presentó un valor de 3,7, es decir, con un valor superior al 70% de espiguillas fértiles en las panículas.

La evaluación del desgrane se realizó con base en la escala de 1 al 9 (1 = desgrana menos del 1% a madurez y 9 más del

50%). La población se mantuvo en el valor 4,5 (menos de 6% de los granos caen a la madurez) lo cual muestra un avance con relación a la PCT-8 que se comportaba en general como 7-9. Esto es que su desgrane era superior al 26% de los granos de la panícula.

Una de las características más importantes para el programa de mejoramiento de Argentina es el tipo de grano. En el caso de la nueva población predominaron los granos largo y fino con una relación largo/ancho por encima de 3, pero menor a 3,6. Esto implica un grano extremadamente largo que se trata de descartar por acarrear problemas posteriores en el molino.

Analizando algunos de los valores obtenidos para la población PARG-3\0\0\1 (Cuadro 1) se ve un marcado avance con respecto a la PCT-8. La Figura 1 muestra que el vigor de la misma,

una de las características negativas de la PCT-8\0\0\2, presentó una distribución con mayor concentración de plantas en las clases de mayor interés para los fitomejoradores.

En cuanto a la altura de planta (Figura 2) y al ciclo (Figura 3) también se observa una mejora en la distribución de las plantas. Existen más plantas en las clases de mayor interés desde el punto de vista del mejoramiento para las condiciones de riego de Argentina. En general se puede decir que se observa un avance con relación a la PCT-8\0\0\2, lo cual se acentuará aún más cuando se inicie el proceso de mejoramiento poblacional.

Para comparar los estudios preliminares realizados para caracterizar la población PARG-3 mediante el uso de marcadores moleculares, se utilizó el índice de similitud de Nei (Nei, 1972). El resultado del análisis de 75

Figura 1. Figura comparativa de vigor para las poblaciones PARG-3\0\0\1 y PCT-8\0\0\2, base de la anterior.

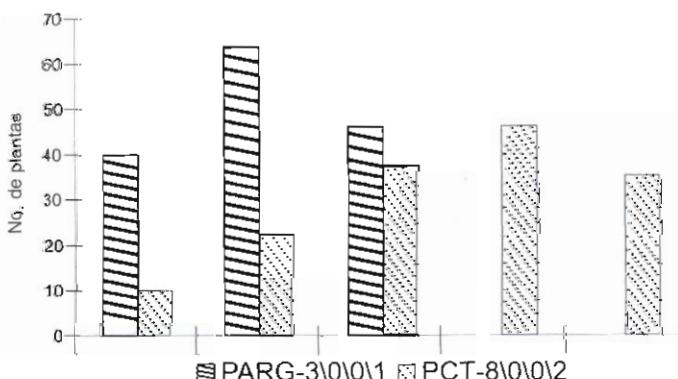


Figura 2. Figura comparativa de altura de planta para las poblaciones PARG-3\0\0\1 y PCT-8\0\0\2, base de la anterior.

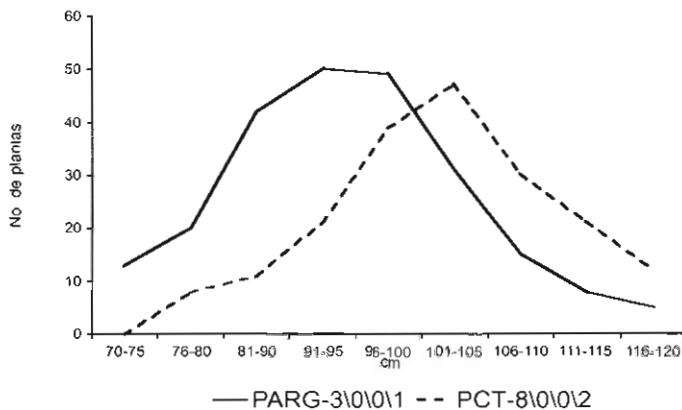
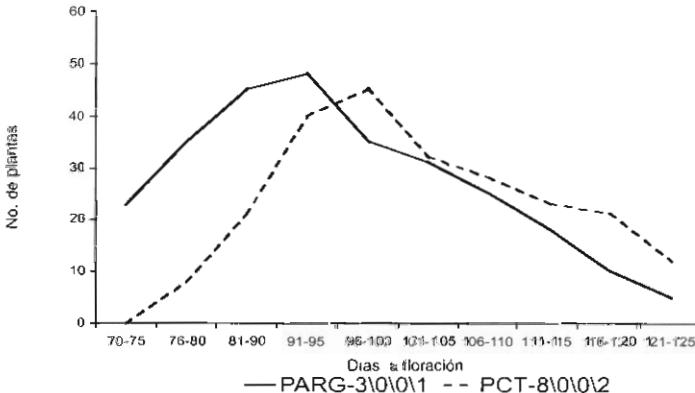


Figura 3. Figura comparativa de días a floración para las poblaciones PARG-3\0\0\1 y PCT-8\0\0\2, base de la anterior.



plantas presentó un índice de 0,40, mientras que las variedades comerciales, que se siembran actualmente en el país, presentaron un valor de 0,60. Este resultado indica que la población presenta una mayor variabilidad que aquella disponible en las variedades comerciales argentinas. Aún es necesario comparar el análisis de las líneas derivadas de esa población para asegurar que lo que se observa en ella se mantiene al nivel de las líneas.

Manejo de la población PARG-3\0\0\1

Los trabajos con la PARG-3\0\0\1 permitieron extraer 85 plantas fértiles S_0 que presentaron características fenotípicas apropiadas para nuestros objetivos de mejoramiento. Estos materiales se utilizaron de dos formas: el primero en la cosecha de panículas en el estado inmaduro para realizar cultivo *in vitro* de anteras para obtener líneas homocigotas. De las 40 plantas

S_0 que se seleccionaron para estabilizar por cultivo de anteras fue posible obtener 25 plantas en promedio, y al menos 50 plantas derivadas de cada una, produciendo un total de 1387 plantas doble-haploides. Estas líneas se sembraron en la cosecha 2001/02 para la obtención de semillas pero se perdieron 150 plantas porque no llegaron a la madurez debido a un mal desarrollo o por su nivel de ploidía (haploides o triploides). De las plantas restantes se seleccionaron, principalmente por su grado de fertilidad, 757 plantas que serán utilizadas en un ensayo junto con las derivadas de las S_0 fértiles durante la cosecha 2002/03.

La segunda estrategia utilizada fue sembrar por hilera las plantas seleccionadas durante el año agrícola 2001/02, para lo cual se utilizaron 85 plantas S_0 , algunas de las cuales están en el grupo que se sometió al cultivo de anteras.

Tanto las líneas originarias del cultivo de anteras (757), como las que se seleccionaron sólo por sus características agronómicas (825) derivadas de las plantas S_0 fértiles seleccionadas en el año agrícola 2000/01, serán incluidas en un único ensayo en el año agrícola 2002/03. El objetivo de ese ensayo es dar inicio al proceso de mejoramiento poblacional de PARG-3\0\0\1.

ESTRATEGIAS DE SELECCIÓN DE LÍNEAS FIJAS

Las plantas S_0 derivadas de las poblaciones originales se trabajaron de acuerdo con el Cuadro 2. De cada planta S_0 seleccionada se sembraron las panículas S_1 por hilera (familia de panículas S_1) con el fin de realizar selección fenotípica entre y dentro de las familias. De las S_1 seleccionadas se cosecharon panículas de plantas fértiles para su seguimiento por el método genealógico tradicional y utilizando el cultivo *in vitro* de anteras para acelerar la estabilización de los materiales seleccionados.

Los criterios de selección utilizados para las plantas S_0 de las diferentes poblaciones fueron: ciclo a floración de 75 a 120 días, plantas de tipo moderno, tipo de grano largo fino o largo ancho, panículas mayores a 25 cm, buen comportamiento a enfermedades y tolerancia a toxicidad de hierro.

En general, las líneas seleccionadas en esta etapa presentan altura de plantas por debajo de 1,20 m, floración entre los 80 y 110 días, hoja bandera intermedia y erecta, panículas de longitud superior a los 28 cm, y tipo de grano largo fino (relación largo/ancho < a 3 y > a 3,8).

En cuanto a la selección de materiales largo ancho derivados de las poblaciones se mantienen algunos materiales que

Cuadro 2. Número de plantas y familias seleccionadas de 1996/97 a 2001/02 en las poblaciones PCT-6, PCT-7, PCT-8, PARG-1, PARG-2 y PARG-3, en Villaguay, Entre Ríos y 2001/02 PARG-3, en Corrientes, Argentina.

Población	1996/97		1997/98		1998/99		1999/2000		2000/01		2001/02	
	S_1		S_2		S_1		S_3		S_4		S_5	
	S_0	Fam. ¹	Pl. ²	S_0	Fam.	Pl.	S_0	Fam.	Pl.	S_0	Fam.	Pl.
PCT-6	11	7	58	18	30		10	13		15	24	10 13
PCT-7	6	4	30	9	10		12	14		15	5	12 14
PCT-8	20	15	77	40	64		23	44		31	55	23 44
PQUI-1				25		20	43		23	33		21 18
PARG-1				33		18	32		21	27		25 19
PARG-2				30		25	40		28	31		17 12
PARG-3									85 ³			

1. Número de familias seleccionadas.
2. Número de plantas seleccionadas.
3. Número total de plantas S_0 seleccionadas, dentro de las cuales se encuentran las que sometieron a cultivo *in vitro* de anteras.

presentan características de glutinoso (para mercados especiales) y algunos cuyo contenido en amilosa es superior al 22%.

PLANES FUTUROS

Hasta el momento Argentina no ha completado ciclos de recurrencia en las poblaciones desarrolladas. Todo el trabajo se ha concentrado en la creación de nuevas poblaciones y en la caracterización de la PARG-3\0\0\1.

Durante el año agrícola 2001/02 se evaluaron las características tipo de planta, ciclo, tipo y calidad de grano y longitud de panícula en una muestra de más de 275 plantas de PARG-3\0\0\1.

El flujo de los materiales en los próximos años será el siguiente:

1. Año agrícola 2002/03

- Siembra de las semillas derivadas de las 85 plantas fértiles seleccionadas de la población. Al mismo ensayo se añadirán las semillas producidas por las plantas doble haploides derivadas de las 25 plantas seleccionadas y cultivadas *in vitro*.
- Conducción del ensayo y selección de las mejores líneas mediante la utilización del modelo estadístico de bloques aumentados de Federer con testigos locales,

como propone Zimmermann (1997).

- Siembra de las poblaciones PARG-3\0\0\1, PCT-8\0\0\0 y PCT-8\0\0\2 para realizar estudios con marcadores moleculares (microsatélites) para estudiar la variabilidad en dichas poblaciones y determinar si hubo variaciones o no dentro de las mismas y en qué sentido después de los procesos de recombinación e introducción de variabilidad realizados.
- Siembra de las líneas segregantes avanzadas que se derivaron de las poblaciones que se manejarán mediante la selección recurrente, junto con líneas avanzadas del programa de mejoramiento convencional. Todas esas líneas se evaluarán en conjunto para sus características morfológicas y también por microsatélites para determinar qué variabilidad estaría aportando el mejoramiento poblacional a los programas de mejoramiento nacionales.

2. Año agrícola 2003/04

- Evaluación de las familias S_{0:2} para lo cual los materiales seleccionados se enviarán al CIAT para recombinación y luego devueltos a Argentina.

3. Año agrícola 2004/05

- Evaluación de las plantas fértiles seleccionadas de las

mejores familias derivadas de la primera recombinación.

Dado que en el país sólo puede realizarse una generación por año se recurrirá a CIAT, en Colombia, para adelantar generaciones y realizar las recombinaciones correspondientes.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Laura Giarroco y Graciela Salerno por la realización de los análisis de variabilidad mediante el uso de marcadores moleculares. Así mismo expresamos agradecimientos a la Corporación General de Alimentos S.A. y a su personal de campo y de laboratorio, por su colaboración en la conducción, manejo y evaluación de las poblaciones y líneas derivadas de éstas.

REFERENCIAS

- Breseghezzo, F.; Rangel, P. H. N.; y Morais, O. P. de. 1999. Ganhos de produtividade pelo melhoramento genético do arroz irrigado no Nordeste do Brasil. *Pesq. Agropec. Bras.* 34(3): 399-407.
- 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.

Geraldi, I. O. y Souza Jr., C. L. 2000. Muestreo genético para programas de mejoramiento poblacional. En: Guimarães, E. P. (ed.). *Avances en el mejoramiento poblacional en arroz*. Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, Brasil. p. 9-19.

Hanson, W. D. 1959. The breakup of initial linkage blocks under selection mating systems. *Genetics* 44:857-868.

International Rice Research Institute (IRRI). 1988. Standard evaluation system for rice. 3rd. Edition. International Rice Research Institute (IRRI), Los Baños, Philippines. 54 p.

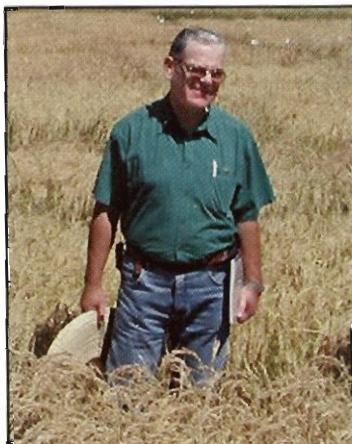
Marassi, J. E.; Marassi, M. A.; Châtel, M. H.; y Borrero, J. 2000. Desarrollo de poblaciones de arroz en Argentina. En: Guimarães, E. P. (ed.). *Avances en el mejoramiento poblacional en arroz*. Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, Brasil. p 173-186.

Morais, O. P. de. 1995. Fatores ecofisiológicos e genéticos que afetam o melhoramento do arroz para maior rendimento. En: Pinheiro, B. da S. y Guimarães, E. P. (eds.). *Conferencia Internacional de Arroz para América Latina e o Caribe*. Goiânia, Goiás. Arroz na América Latina: Perspectivas para o incremento da produção e do potencial produtivo. EMBRAPA-CNPAF. v.1, Goiânia, Brasil. p. 83-91.

Nei, M. 1972. Genetic distance between populations. *Amer. Nat.* 106:283-292.

- Rangel, P. H. N. y Neves, P. C. F. 1997. Selección recurrente aplicada al arroz de riego en Brasil. En: Guimarães, E. P. (ed.). Selección recurrente en arroz. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 79-97.
- Rangel, P. H. N.; Pereira, J. A.; Morais, O. P. de; y Guimarães, E. P. 2000. Ganhos para produtividade de grãos pelo melhoramento genético de arroz (*Oryza sativa L.*) irrigado no meio norte do Brasil. *Pesq. Agropec. Bras.* 35(8):1595-1604.
- Soares, A. A. 1992. Desempenho do melhoramento genético do arroz de sequeiro e irrigado na década de oitenta em Minas Gerais. Tesis Doctorado. Escola Superior de Agricultura de Lavras, Lavras, Brasil. 188 p.
- Zimmermann, F. J. P. 1997. Estadística aplicada a la selección recurrente. En: Guimarães, E. P. (ed.). Selección recurrente en arroz. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 67-75.

CAPÍTULO 8



Mejoramiento de Poblaciones de Arroz de Riego para Clima Templado en Chile

Santiago Hernaiz

Santiago Hernaiz¹
José Roberto Alvarado¹
Marc Châtel²
Dalma Castillo³
Yolima Ospina⁴

1. Investigadores del Instituto de Investigaciones Agropecuarias, Centro Regional de Investigación Quilamapu, Casilla 426, Chillán, Chile.
Correo electrónico: shernaiz@quilamapu.inia.cl

2. Fitomejorador de arroz del “Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement—Département des cultures annuelles” (CIRAD-CA) en el proyecto arroz CIRAD/CIAT, A. A. 6713, Cali, Colombia.
Correo electrónico: m.chatel@cgiar.org

3. Ingeniero Agrónomo, Instituto de Investigaciones Agropecuarias, Centro Regional de Investigación Quilamapu, Casilla 426, Chillán, Chile.

4. Asistente de investigación del proyecto arroz del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), A. A. 6713, Cali, Colombia.
Correo electrónico: y.ospina@cgiar.org

Contenido

Resumen

Abstract

Introducción

Metodología utilizada en el mejoramiento poblacional en Chile

- Selección masal de plantas androestériles
- Selección de descendencias S₁
- Prueba de frío en condiciones controladas

Metodología utilizada en el desarrollo de líneas de poblaciones

- Método del pedigrí
- Cultivo de anteras

Formación de las poblaciones

- Formación de la población PQUI-1
- Formación de la población PQUI-2

Mejoramiento de poblaciones

- Mejoramiento de la población PQUI-1\0\0\0
- Selección para adaptación a dos ecosistemas
- Evaluación para tolerancia a las bajas temperaturas

Desarrollo de líneas

- Líneas desarrolladas por selección de plantas fértiles
- Líneas desarrolladas por el método del cultivo de anteras

Perspectivas del mejoramiento poblacional en Chile

Referencias

de una población genéticamente heterogénea y luego la recombinación de un grupo selecto de aquellos que cumplen con los objetivos del programa de fitomejoramiento.

Aunque esta herramienta normalmente se utiliza para trabajar en poblaciones de plantas de polinización abierta, es posible aplicarla a poblaciones con plantas de autofecundación como el arroz, debido a la utilización de un gen nuclear recesivo de androesterilidad, llamado "ms", descubierto por Singh e Ikehashi (1981) en un mutante de la variedad IR36 y que transforma la población autógama en alógama. Esta metodología permite, a partir de una población variable genéticamente, incrementar en forma progresiva el valor genético de una o varias características agronómicas que están bajo selección. De las poblaciones mejoradas es posible obtener líneas promisorias también mejoradas y probablemente con una base genética distinta de las actuales variedades liberadas comercialmente.

METODOLOGÍA UTILIZADA EN EL MEJORAMIENTO POBLACIONAL EN CHILE

El trabajo de mejoramiento poblacional se inicia con la formación de poblaciones, cada una de ellas integrada por variedades y líneas que reúnen las características deseadas por

el programa y que se adaptan a los ecosistemas donde se van a desarrollar. Una población debe poseer suficiente variabilidad para permitir la recombinación de genes favorables. De esta forma se posibilita el máximo de recombinaciones posibles entre los alelos como también el incremento de sus frecuencias.

El proyecto de mejoramiento poblacional chileno ha utilizado dos métodos de selección recurrente: selección masal de plantas androestériles S_0 y la aplicación de una prueba de frío para mejorar la eficiencia de la selección de plantas con genes de tolerancia a bajas temperaturas (Hernaiz *et al.*, 2000). El primer método se utilizó en los comienzos del trabajo poblacional y permitió la creación de dos poblaciones adaptadas a ecosistemas diferentes. El segundo método se realizó una vez que se completó la tercera recombinación de las poblaciones.

Selección masal de plantas androestériles

Desde una población de plantas S_0 , que se encuentra segregando para plantas fértiles ($MsMs$ o $Msms$) y androestériles ($msms$) se escogen las plantas androestériles que cumplen con los objetivos planteados por el programa de mejoramiento genético. Se cosecha la semilla de las plantas seleccionadas (que fueron polinizadas por polen de

plantas fértiles) y se hace una mezcla de esas semillas en proporciones iguales. Su siembra dará origen a una población compuesta de 50% de plantas S₁, fértiles y 50% androestériles. La cosecha de los granos producidos en las plantas androestériles representará la población recombinada (Châtel *et al.*, 1995).

Cabe anotar que esa metodología tiene el inconveniente de que la selección sólo se hace en las plantas androestériles y que el aporte de las plantas fértiles puede ser positivo o negativo para los caracteres que se está buscando mejorar.

Selección de descendencias S₁

En una población se escogen plantas fértiles S₀ que poseen genotipo heterocigoto (*MsmS*) y homocigoto (*MmMs*). Estas plantas se evalúan como familias para luego seleccionar y recombinar las mejores S₁. La recombinación se hace a partir de las semillas de las plantas S₁, que pueden ser homocigotas fértiles (*MmMs*), heterocigotas fértiles (*MsmS*) u homocigotas androestériles (*mmsm*). La semilla cosechada en las plantas androestériles representa la recombinación de los individuos presentes en la población y la mezcla de esa semilla será la base de la población mejorada (Châtel *et al.*, 1995).

Prueba de frío en condiciones controladas

Esta prueba se hace utilizando la población recombinada, de esta manera se aprovecha mejor la variabilidad existente. La prueba se inicia con la selección de plantas fértiles desde la población en estudio, continúa con la cosecha de cada una de ellas y su semilla se divide en dos lotes, uno se guarda y el otro se destina a la prueba de frío.

La prueba se hace tomando 150 semillas de cada planta seleccionada, que se reparten en tres repeticiones, con tres testigos, en un diseño completo al azar. El experimento se somete a una evaluación de tolerancia a baja temperatura en el estadio Z00, que de acuerdo con la escala de Zadoks (Quiroz, 1982) corresponde a semilla seca (Castillo, 2001).

La metodología seguida para ello presenta los siguientes pasos. Las semillas se desinfectan con Triadimenol (Baytan15DS), y se colocan en papel plisado para germinación. Luego se ponen sobre bandejas cubiertas con papel absorbente; se riegan con agua destilada y se trasladan a una cámara previamente regulada a 13°C, sin luz. En estas condiciones las semillas germinan y se mantienen por 35 días, con riegos frecuentes. Despues del periodo de exposición a baja temperatura se cuentan las plántulas normales, considerando como tal las que presentan un

desarrollo de coleóptilo y radícula similar al obtenido en condiciones óptimas de crecimiento y, como tolerantes aquellas cuyo porcentaje de plántulas normales es igual o superior al testigo de menor respuesta (Castillo, 2001).

METODOLOGÍA UTILIZADA EN EL DESARROLLO DE LÍNEAS DE POBLACIONES

El objetivo principal de un programa de mejoramiento genético, independiente del método utilizado, es la obtención y evaluación de material vegetal para obtener líneas y futuras variedades. En una población, cualquiera que sea su fase de mejoramiento, existe la posibilidad de seleccionar plantas fértiles para el desarrollo de líneas.

En el desarrollo de líneas a partir de la variabilidad disponible en las plantas fértiles del mejoramiento de poblaciones, se están utilizando dos métodos de selección: la selección convencional por pedigree y el cultivo de anteras en laboratorio.

Método del pedigree

Una vez elegida la planta fértil S_0 se siembra su descendencia S_1 , que segregará para plantas fértiles y androestériles. Entre las descendencias de las plantas S_1 , se seleccionan plantas fértiles que estén de acuerdo con criterios establecidos

previamente por el programa. La semilla S_2 se vuelve a sembrar en forma individual, se seleccionan las plantas y se cosecha la semilla S_3 . Este proceso se repite hasta que desaparezca la segregación. El gen "ms" se elimina sacando las plantas que presenten androesterilidad en cada una de las etapas y eliminando las líneas segregantes.

Cultivo de anteras

El cultivo de anteras es un método que permite producir líneas homocigotas a partir de poblaciones segregantes y de esta manera fijar genotipos con mayor rapidez que cualquier otro método de selección de descendencias. Con este método el proceso de producción de variedades se reduce significativamente (Lentini *et al.*, 1997).

Esta metodología se inicia con la selección de plantas desde una población antes de la floración, se cosechan los tallos, se extraen las anteras y en un medio inductor y de regeneración se obtienen callos y plántulas haploides, respectivamente (Lentini *et al.*, 1997).

FORMACIÓN DE LAS POBLACIONES

Formación de la población PQUI-1

Cuando se iniciaron los trabajos preliminares de mejoramiento poblacional, se

introdujo en Chile el acervo genético GPIRAT-10 desarrollado por el "Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement" (CIRAD), en Francia. Este germoplasma, señalado como tolerante a frío, se sembró y se observó que no se adaptaba a las condiciones locales chilenas, debido principalmente al largo ciclo de cultivo. Se estimó necesario crear una nueva población de sitio específico con mayor precocidad utilizando como base el GPIRAT-10 y realizándole una introgresión de material chileno, más precoz y tolerante a frío.

La introgresión de estas variedades y líneas le permitió al programa crear una nueva población en la que se mejoró el principal defecto de la GPIRAT-10, es decir la falta de precocidad. Esa etapa del proceso está descrita por Hernaiz *et al.* (2000).

Formación de la población PQUI-2

Después de algunos años de trabajo con la población PQUI-1, se decidió crear una nueva población que complementara la variabilidad que ésta tiene. La formación de esta nueva población es muy importante debido a que permitirá la acumulación de nuevos genes favorables a las características que se están buscando y como fuente adicional para el crecimiento en el número de

líneas producidas. Además, con ella se busca crear otros tipos de materiales para el programa de mejoramiento genético del arroz. La nueva población fue denominada PQUI-2.

La formación de esta población se basó en la PQUI-1\CH\2\1 introduciéndole variedades y líneas tanto chilenas como extranjeras, que habían sido probadas anteriormente por el proyecto (Cuadro 1). La PQUI-1\CH\2\1 y las líneas a introducir en la población se sembraron en dos fechas (2 y 22 de octubre), en condiciones de invernadero en el año 2000. Cuando las plantas tenían 0,15 m de altura se trasplantaron al Campo Experimental de Arroz en Chillán (CEAC), a una distancia de 0,25 x 0,30 m. La población se cercó con polietileno para evitar posible contaminación por polen foráneo.

Los cruzamientos se iniciaron a mediados de enero del 2001 empleando el método propuesto por Sarkarung (1991), que consiste básicamente en cosechar macollas previa la excursión de la panícula y posteriormente realizar la polinización en condiciones de laboratorio. La semilla F₁, obtenida como resultado de estos cruces se mezcló en partes iguales (10 semillas por cruce). Esta se sembró en el CEAC en el ciclo 2001/2002. Se cosecharon todas las plantas en forma individual y la semilla F₂ se mezcló en partes iguales, dando

Cuadro 1. Líneas introducidas para la creación de la población PQUI-2.

Línea	Progenitor
CH410-2	B 581-A6-545-2/Peta IR276 -1- 6-9//Kuatsu
Quila 121304	Diamante/CT6746
Quila 68405	Delta/Quila 29101 (Krasnodarskij 3352/Gallardo/Kuatsu)
TUC 25	No determinado
CH530-14	Dw/T(N)1IR151-4-19/Ch 101 (RR/B138-1-1/Oro)
Cinia 1014	CT10809
IR13155-4-1	BG90-2/KN-1B-214-1-4-3//IR28
PRA 767-5CH	PRA 523/CIRAD 403
PRA 775-1CH	PRA 622/Luluwini 22-M
PRA 741-1CH	Estrela/Long sweet glutinous rice
PRA 737-1CH	Cuibana/Long sweet glutinous rice
PRA 760-1CH	Long sweet glutinous rice/Progresso

origen a la población básica PQUI-2\0\0\0. Una parte de su semilla se guardó y la otra se envió al Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), en Cali, Colombia, para obtener la primera recombinación. En Chile se continuará con los ciclos de recombinación y el mejoramiento de esta población.

En cada ciclo de recombinación se seleccionan tanto plantas androestériles, cuyas semillas se mezclan en partes iguales para obtener la población recombinada, como plantas fértiles para constituir generaciones segregantes. De éstas se extraen líneas que conformarán los futuros jardines de líneas del programa de mejoramiento convencional.

Las líneas que se utilizaron en la introgresión para crear la nueva población, poseen gran variabilidad y se caracterizan por su calidad de grano, tipo de planta y su tolerancia a frío. La composición final de la PQUI-2 se presenta en el Cuadro 2.

MEJORAMIENTO DE POBLACIONES

Mejoramiento de la población PQUI-1\0\0\0

La semilla F_1 , obtenida de la introgresión de las variedades y líneas chilenas al acervo genético GPIRAT 10 se envió al CIAT, en Colombia, para un adelanto generacional y se obtuvo la semilla F_2 . La F_2 de esta futura población se sembró en 1997/98 en Chile en las localidades de

Cuadro 2. Porcentaje de participación de las variedades y líneas usadas como progenitores para la creación de la población PQUI-2.

Progenitor	Origen	Participación relativa (%)
CH 410-2	Chile	3,10
Quila 121304	Chile	2,15
Quila 68405	Chile	3,40
TUC 25	Chile	2,41
CH 530-14	Chile	3,70
CINIA 1014	Chile	1,30
IR13155-4-1	Filipinas	5,75
PRA 767-5CH	Madagascar	8,20
PRA 775-1CH	Madagascar	4,78
PRA 741-1CH	Madagascar	1,55
PRA 737-1CH	Madagascar	0,51
PRA 760-1CH	Madagascar	13,10
PQUI-1\CH\2\1	Chile	50,00

Chillán (36°34'S y 72°.02' W), la región más austral del cultivo del arroz y Colchagua (34° 33'S y 71° 24' W), la región más al norte con menos problemas de frío.

Las plantas obtenidas corresponden a la población PQUI-1\0\0\0, que se denominó PQUI-1. Se observó, a diferencia de la GPIRAT-10 fuente de androesterilidad y de "background" genético, una mayor variabilidad genética y características agronómicas que cumplen los objetivos planteados por el programa de mejoramiento genético de arroz.

A partir de esta etapa del programa se inicio su mejoramiento por los métodos descritos anteriormente.

Selección para adaptación a dos ecosistemas

En la población PQUI-1\0\0\0 se seleccionaron y cosecharon plantas androestériles que presentaron mayor precocidad y mejores características agronómicas para cada ecosistema. La mezcla de la semilla producida por las plantas androestériles seleccionadas en cada localidad permitió obtener como resultado dos nuevas poblaciones seleccionadas recombinadas, que siguiendo la nomenclatura propuesta por Châtel y Guimarães (1998) se denominaron PQUI-1\CH\0\1 y la PQUI-1\CO\0\1.

Durante la temporada 1998/99, las dos poblaciones mejoradas se sembraron para obtener el primer ciclo de recombinación y se las identificó como PQUI-1\CH\1\1 y PQUI-1\CO\1\1, respectivamente.

En la cosecha 1999/2000, se sembraron las dos poblaciones PQUI-1\CH\1\1 y PQUI-1\CO\1\1 para obtener el segundo ciclo de recombinación identificado como PQUI-1\CH\2\1 y PQUI-1\CO\2\1, respectivamente. En cada etapa se seleccionaron plantas fértiles para el desarrollo de líneas segregantes. En la Figura 1 se describe esquemáticamente el trabajo realizado.

Evaluación para tolerancia a las bajas temperaturas

Cumplida la tercera recombinación de las poblaciones PQUI-1\CH\2\1 y PQUI-1\CO\2\1, se inició su mejoramiento para resistencia al frío utilizando el método masal en plantas fértiles.

En la temporada 1999/2000 en el CEAC, se sembraron las poblaciones PQUI-1\CH\2\1 y PQUI-1\CO\2\1. En ambas poblaciones se seleccionaron plantas fértiles que se sometieron a una evaluación de tolerancia a baja temperatura.

En total se seleccionaron 285 plantas fértiles en la PQUI-1\CH\2\1 y 262 de la PQUI-1\CO\2\1. Las semillas de cada planta se separaron en dos lotes, uno para formar la futura población y otro para realizar la

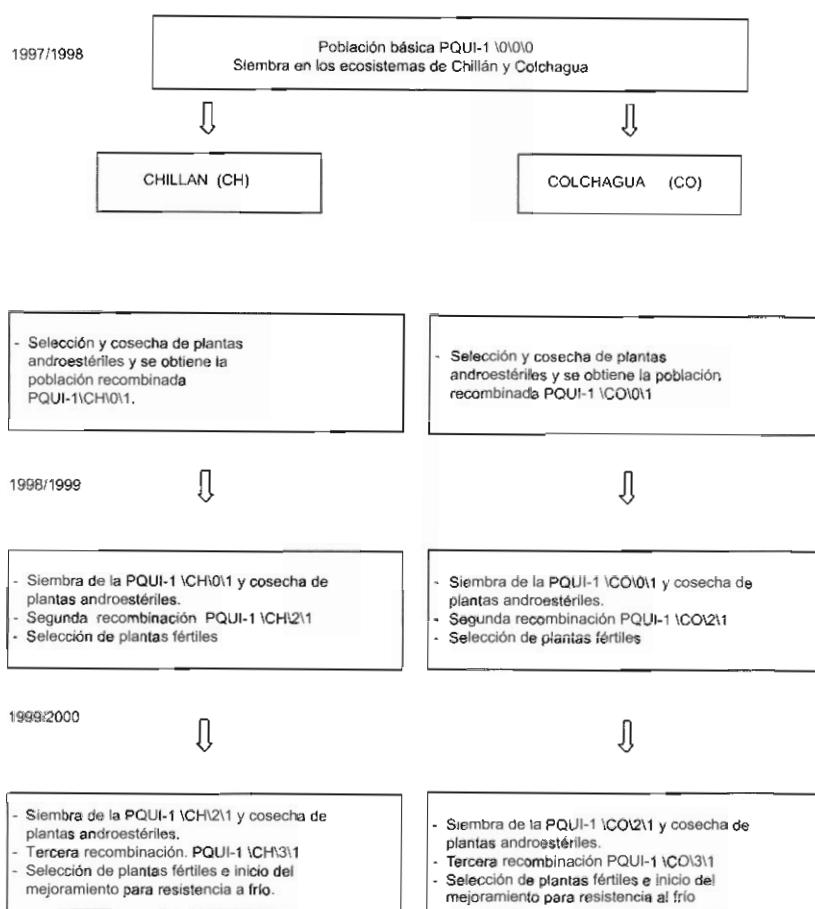
prueba de frío. Las semillas sometidas a la prueba de frío se distribuyeron en 13 experimentos para la población proveniente de Chillán, y en 16 experimentos para la población proveniente de Colchagua. El diseño estadístico utilizado fue completo al azar con tres repeticiones de 50 semillas cada una, similares en forma, color y tamaño, empleando como testigos las variedades Diamante-INIA, Oro y Brillante-INIA.

Con las semillas guardadas de las plantas seleccionadas, que presentaron la mejor tolerancia a frío cuando comparadas a los testigos, se crearon las poblaciones mejoradas. La mezcla de las semillas de aquellas plantas que presentaron mejor tolerancia al frío, se sembraron en el campo y se cosecharon las plantas androestériles que representan la recombinación de los mejores individuos. Las poblaciones mejoradas se denominaron PQUI-1F y PQUI-2F que podemos identificar como PQUI-1\CH\2\1,F\1 y PQUI-1\CO\2\1,F\2 respectivamente. El desarrollo del trabajo de mejoramiento de tolerancia a frío se describe en la Figura 2.

DESARROLLO DE LÍNEAS

Cuando se hace mejoramiento genético el objetivo principal, independiente del método utilizado, es la obtención

Figura 1. Flujo de germoplasma en el esquema de mejoramiento de las poblaciones PQUI-1 CH y PQUI-1CO.



y evaluación de líneas para la producción de variedades y su recomendación para el cultivo comercial por los agricultores.

En el caso del mejoramiento poblacional de arroz, en cada siembra de una población, independiente de su fase de mejoramiento o de recombinación existe la posibilidad de seleccionar plantas fértiles de buen fenotipo. De esta forma se aprovecha la variabilidad existente en las poblaciones

durante los diferentes ciclos de la población. En el desarrollo de líneas se están utilizando dos métodos de selección: la selección convencional por pedigree y el cultivo de anteras en laboratorio.

Líneas desarrolladas por selección de plantas fértiles

Las plantas fértiles seleccionadas en cada ciclo de recombinación de las poblaciones PQUI-1CH y PQUI-1CO, dieron

Figura 2. Flujo de material para el mejoramiento para tolerancia al frío de las poblaciones PQUI-1\CH2\1 y PQUI-1\CO2\1.

1999/2000

- Siembra de PQUI-1\CH2\1 y PQUI-1\CO2\1
- Selección de plantas fértiles S0

2000



- Semillas S1 sometidas a la prueba de frío en laboratorio
- Selección de las mejores descendencias

2000/01



- Mezcla de las semillas S1 guardadas de las mejores plantas S0 para frío
- Obtención de las poblaciones mejoradas
- Siembra de las poblaciones mejoradas
- Cosecha de las plantas androestériles
- Obtención de las poblaciones mejoradas recombinadas

2001/02



- Siembra de las poblaciones mejoradas recombinadas.
- Cosecha de plantas androestériles
- Poblaciones mejoradas recombinadas (Segunda recombinación), identificadas como: PQUI-1F y PQUI-2F

origen a nueve jardines de líneas, con un total de 356 familias. De ellas se hizo selección de plantas para obtener líneas homocigotas y libres del gen de androesterilidad. Durante la siembra 2001/02 se cosecharon plantas fértiles de la población PQUI-2F destinadas a formar parte de los jardines de líneas.

Durante la temporada 2000/01 se evaluó la productividad de las líneas homocigotas, mediante el diseño de bloques aumentados de Federer. Los resultados

permitieron seleccionar 17 líneas que pasaron a integrar un ensayo de rendimiento. En este ensayo mediante un diseño de bloques al azar se compararon con variedades comerciales chilenas. Los rendimientos obtenidos en la evaluación de estas 17 líneas demuestran que hay buenas posibilidades de obtener mejor material que el de las variedades actualmente en uso. A partir de la siembra 2002/03 se evaluarán 36 líneas en dos ensayos de rendimiento.

En el Cuadro 3 se encuentran los resultados preliminares (sin análisis) de las líneas más destacadas en el ensayo de rendimiento del 2001/02.

Líneas desarrolladas por el método del cultivo de anteras

Las primeras líneas R₁ provenientes del cultivo de anteras de las plantas de las poblaciones se obtuvieron en 1999, en el CIAT, teniendo como base las poblaciones de Chillán y Colchagua en su primera recombinación, PQUI-1\CH\1\1 y PQUI-1\CO\1\1. Se avanzó la generación R₂ también en CIAT, resultando en un total de 325 líneas R₂ que se encuentran en pleno proceso de evaluación en el CEAC. En la temporada 2002/03 se incluyeron algunas de estas líneas en los ensayos de rendimiento.

PERSPECTIVAS DEL MEJORAMIENTO POBLACIONAL EN CHILE

Se continuará el mejoramiento por ciclos sucesivos de selección recurrente aplicados a las poblaciones existentes. Además, se espera que la nueva población PQUI-2, que presenta fuentes de variabilidad distintas a las constituyentes de la PQUI-1, aporte nuevos progresos para el mejoramiento poblacional. A su vez ya se anuncia la posibilidad de que la extracción de líneas segregantes de esas poblaciones, que aún están en etapas iniciales de mejoramiento, permita el desarrollo de líneas cada vez mejores para su siembra por los agricultores chilenos.

Cuadro 3. Resultados preliminares de las mejores líneas evaluadas en el ensayo de rendimiento realizado en el Campo Experimental de Arroz en Chillán, Chile (CEAC).

Línea/Testigo	Número de macollas/planta	Número de granos/panícula	Peso de 100 granos (g)	Rendimiento (kg/ha)
Diamante	4	71	36,8	8.640
Oro	5	80	34,9	7.300
L-8	5	105	34,3	9.350
L-10	6	73	39,3	9.230
L-11	3	92	31,5	9.040
L-13	5	102	34,9	8.150
L-14	5	88	33,9	9.040
L-15	5	75	32,3	9.380
L-20	5	73	37,8	8.040

REFERENCIAS

- Castillo, D. 2001. Caracterización de Germoplasma de Arroz (*Oryza sativa L.*) según su tolerancia a baja temperatura en el Estado de Germinación. Tesis Ingeniero Agrónomo. Universidad de La Frontera, Temuco, Chile. 60 p.
- Châtel, M.; Guimarães, E. P; Ospina, Y. y Borrero, J. 1997. Utilización de acervos genéticos y poblaciones de arroz de secano que segregan para un gen de androesterilidad. En: Guimarães, E. P. (ed.). Selección Recurrente en Arroz. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 125-138.
- Châtel, 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.
- Châtel, M. y Guimarães, E. P. 1998. Catalogue registration to manage rice gene pools and populations improvement. 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.; Berrio, L. E y González, D. I. 1992. Genetic base of irrigated rice in Latin America and the Caribbean, 1971 to 1979. Crop. Sci. 32:1054-1059.
- Fehr, W. 1997. Principles of cultivars development. Vol. 1: Theory and Technique. Mac Millan Publishing, Nueva Cork, USA. 536 p.
- Fujimaki, H. 1979. Recurrent selection by using genetic male sterility for rice improvement. Jpn. Agric. Res. Q. 13:153-156.
- Hernaiz, S.; Alvarado, J. R.; Châtel, M.; y Borrero, J. 2000. Creación de la población de arroz PQUI-1 desarrollada con tolerancia a frío mediante selección recurrente. Agr. Téc. 60:2:195-199.
- Lentini, Z.; Martínez, C.; y Roca, W. 1997. Cultivo de anteras de arroz en el desarrollo de germoplasma. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. 57 p.
- Quiroz, C. 1982. Código Decimal de Estados de Crecimiento en Cereales. Instituto de Investigaciones Agropecuarias, Estación Experimental La Platina, Santiago, Chile. 20 p.
- Sarkarung, S. 1991. A simplified crossing method for rice breeding. Fondo Latinoamericano de Arroz de Riego (FLAR). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. 32 p.
- Singh, R. J. e Ikehashi, H. 1981. Monogenic male-sterility in rice: Induction, identification and inheritance. Crop. Sci. 21:286-289.

CAPÍTULO 9



Paulo Hideo Nakano Rangel

Avances en el Mejoramiento Poblacional del Arroz de Riego en Brasil

Paulo Hideo Nakano Rangel¹

Antônio Carlos C. Cordeiro²

Claudio Brondani¹

Rosana P. Vianello Brondani¹

Sérgio Iraçu Gindri Lopes³

Orlando Peixoto de Moraes¹

Moacir Schiocchet⁴

Satoru Yokoyama⁴

Richard Bacha⁴

Takazi Ishiy⁴

1. Investigadores de "Embrapa Arroz e Feijão", Caixa Postal 179, 75.375-000, Santo Antônio de Goiás, Goiás, Brasil.

Correo electrónico: phrangel@cnpaf.embrapa.br

2. Investigador de "Embrapa Roraima", Caixa Postal 133, 69.301-970, Boa Vista, Roraima, Brasil.

Correo electrónico: acarlos@cpafrr.embrapa.br

3. Investigador de IRGA, Caixa Postal 29, 94.930-030, Cachoeirinha, Rio Grande do Sul, Brasil.

Correo electrónico: irgamelh@via-rs.net

4. Investigadores de EPAGRI, Caixa Postal 277, 88.351-970 Itajaí, Santa Catarina, Brasil.

Correo electrónico: mschlio@epagri.rct-sc.br

Contenido

Resumen

Abstract

Introducción

Ganancia observada para rendimiento de grano en la CNA-IRAT 4

Efecto del número de intercruzamientos en la CNA-5

Evaluación del potencial genético de la CNA-11

Sintetización y mejoramiento de poblaciones sin el uso de la androesterilidad

- Sintetización de la población CNA-12

- Mejoramiento de las poblaciones

- Obtención de líneas

Obtención de cultivares a través de la selección recurrente

- Origen del cultivar SCSBRS 113-Tio Taka

- Obtención del cultivar SCSBRS 113-Tio Taka

Consideraciones finales

Referencias

RESUMEN

Aunque el programa de mejoramiento poblacional del arroz de riego, a través del uso del método de selección recurrente, haya comenzado hace poco tiempo —alrededor de 12 años en Brasil— ya está en el proceso de producción de resultados finales con el lanzamiento del cultivar SCSBRS 113-TioTaka. Ese material presenta alto rendimiento de grano para el cultivo en el estado de Santa Catarina, en condiciones de riego por inundación. Este es el primer cultivar de arroz originario de un programa de esa naturaleza liberado en el mundo. Además de los procesos rutinarios de mejoramiento y extracción de líneas en las poblaciones, se desarrollaron diversos trabajos técnicos y científicos a lo largo de estos años, con el objetivo de acumular conocimientos e incrementar la eficiencia del programa. En la actualidad se encuentran disponibles varias informaciones técnicas como: a) número mínimo de familias que se debe evaluar como representativo de la población original; b) número mínimo de familias que deben recombinarse para la formación de la población mejorada; c) desarrollo de la metodología para la sintetización y mejoramiento de poblaciones sin uso de androesterilidad genética; y d) ciclos de intercruzamientos necesarios en la población antes de su uso en el mejoramiento. La aplicación de estos conocimientos técnicos ha permitido incrementar la eficiencia del programa de mejoramiento poblacional realizado en Brasil. El objetivo de este capítulo es presentar los detalles de esas informaciones técnicas.

ADVANCES IN THE POPULATION IMPROVEMENT OF IRRIGATED RICE IN BRAZIL

ABSTRACT

Irrigated rice in Brazil has had a programme for population improvement through recurrent selection for about only 12 years and already has released the cultivar SCSBRS 113-Tio Taka, the world's first rice cultivar to be released from a programme of this nature. Under irrigated conditions (flooding), this material had high grain yield as a crop in the State of Santa Catarina. In addition to the routine breeding processes and line extraction from populations, various scientific and technical projects were developed throughout these years to broaden knowledge and increase the programme's efficiency. Currently, considerable technical information is available, such as (a) the minimal number of families that should be evaluated as representing the original population; (b) the minimal number of families that should be recombined to form an improved population; (c) the methodology for synthetizing and improving populations without using the male-sterile gene; and (d) the number of intercrossing cycles needed in the population before it can be used for improvement. The application of such technical knowledge has increased the efficiency of the population improvement programme in Brazil. This chapter details these technical information.

INTRODUCCIÓN

El mejoramiento poblacional ha sido utilizado para el desarrollo del arroz de riego en Brasil como una alternativa adicional a los métodos convencionales empleados por los fitomejoradores. El principal objetivo es mejorar poblaciones genéticamente divergentes a través de la aplicación de la selección recurrente, lo que permite la extracción de líneas con rendimiento de grano y otras características agronómicas superiores a aquellas presentadas por los cultivares comerciales utilizados por los agricultores. Además, el programa busca ampliar la base genética de las cultivares de arroz de riego brasileras para con ello posibilitar alternativas para cambiar los límites de rendimiento de grano actualmente establecidos, y minimizar los riesgos de epidemias de plagas y enfermedades en el cultivo.

El programa se inició en 1990 con el manejo de la población CNA-IRAT 4, conformada por el intercruzamiento de 10 cultivares/líneas del grupo *índica*, y la CNA-IRAT P, constituida por genotipos de los grupos *índica* y *japónica*. Más adelante se incorporaron nuevas poblaciones al programa: la CNA-1 en 1991, la CNA-5 en 1993 y la CNA-11 en 1996 (Rangel y Neves, 1997;

Rangel *et al.*, 2002). Todas estas poblaciones poseen en su constitución el gen de androesterilidad genética del mutante IR36 (Singh e Ikehashi, 1981). Este mutante tiene un alelo recesivo (*ms*), que en homocigosis (*msms*) produce la esterilidad de los granos de polen permitiendo que la recombinación se haga en el campo sin necesidad de cruzamientos manuales. En el 2002 la población CNA-12, sintetizada sin la utilización del gen de androesterilidad genética y que busca específicamente la extracción de líneas con resistencia estable a Piricularia, se sometió al primer ciclo de selección recurrente.

En el 2002 se liberó el cultivar SCSBRS 113-TioTaka, primero de arroz de riego originario de selección recurrente en Brasil, para condiciones de riego del estado de Santa Catarina. Este cultivar, recomendado para el sistema de cultivo pre-germinado, presenta como principales características elevado rendimiento de grano, porte bajo, resistencia al volcamiento, alta capacidad de macollaje, elevado rendimiento industrial de granos y buenas cualidades culinarias. Posee además alta capacidad de rebrote después de la cosecha principal lo cual permite utilizarlo en el cultivo de retoño.

La expresión selección recurrente la introdujo Hull (1945)

con el significado de preceder a la re-selección, generación trás generación, con intercruzamientos de las familias seleccionadas y con la finalidad de promover la recombinación génica. Antes de esa fecha este método ya había sido utilizado en el mejoramiento de maíz. En arroz, aunque el programa tiene sólo 12 años de existencia, el lanzamiento de un cultivar en tan poco tiempo, comparando con el maíz, muestra la eficiencia del mejoramiento poblacional.

A lo largo de estos años, además de los procesos rutinarios de mejoramiento y extracción de líneas en las poblaciones, se buscó acumular información técnica que volviera el programa de mejoramiento poblacional más eficiente. Se desarrollaron varios trabajos de investigación, entre ellos:

- Moraes (1997) que recomienda la selección de un número de individuos cuyo tamaño efectivo sea igual a por lo menos 50 para la recombinación entre ciclos sucesivos de selección.
- Zimmermann (1997) que estableció los procedimientos experimentales y estadísticos como el tamaño de las parcelas, el delineamiento y el número de repeticiones.
- Rangel *et al.* (1998) y Rodríguez *et al.* (1998) que evaluaron respectivamente el potencial genético de las poblaciones CNA-IRAT 4 y CNA-1.

d) Geraldi y Souza Jr. (2000) que recomiendan evaluar en los ensayos de rendimiento al mínimo 200 familias para que se puedan mantener las propiedades genéticas de la población.

En este capítulo se discutirán las innovaciones tecnológicas desarrolladas en el contexto del programa de mejoramiento poblacional conducido en Brasil en el período 2000 al 2002.

Ellas son:

- Ganancia observada para rendimiento de grano en la población CNA-IRAT 4.
- Efecto del número de intercruzamientos en el rendimiento de grano en la población manejada por selección recurrente CNA-5.
- Evaluación del potencial genético de la población CNA-11 para fines de mejoramiento.
- Sintetización y mejoramiento de poblaciones sin el uso de la androesterilidad genética.
- Desarrollo de cultivares de arroz de riego de poblaciones mejoradas a través de la selección recurrente.

GANANCIA OBSERVADA PARA RENDIMIENTO DE GRANO EN LA CNA-IRAT 4

Además de estimar las ganancias esperadas, los fitomejoradores deben evaluar las ganancias observadas promovidas por el programa de mejoramiento

poblacional a lo largo de un determinado período. Ello permite hacer un análisis crítico de la eficiencia de los procedimientos adoptados y planear acciones correctivas, si son necesarias, para emplearse en los períodos subsecuentes.

Con el objetivo de estimar las ganancias observadas para el rendimiento de grano en tres ciclos de selección recurrente en la población CNA-IRAT 4, se evaluaron 924 familias S_{02} en 14 ensayos, cinco de ellos efectuados en el año agrícola 1992/93 en los estados de Goiás, Minas Gerais, Paraná, Roraima y Tocantins. En esos sitios se evaluaron 326 familias del primer ciclo más dos testigos (CICA 8 y BR-IRGA 409), en seis ensayos conducidos en el año agrícola 1994/95 (Goiás, Piauí, Paraná, Roraima y Tocantins); se evaluaron 400 familias del segundo ciclo más cuatro testigos (CICA 8, BR-IRGA 409, Metica 1 y Javaé), y en tres ensayos conducidos en el año agrícola 1997/98 (Goiás, Pará y Roraima) se evaluaron 200 familias del tercer ciclo más los mismos testigos del ciclo anterior.

El delineamiento experimental utilizado fue el de látice triple en el primer ciclo (dos látices 10x10 y dos 8x8) y los Bloques aumentados de Federer (Federer, 1956) en los dos ciclos subsecuentes. La parcela se formó con cuatro surcos de 5,0 m de largo y los datos de

rendimiento de grano se obtuvieron de los dos surcos centrales de 4,0 m.

Para estimar las ganancias observadas para rendimiento de grano se utilizó el método de las medias ajustadas (Bresegheello *et al.*, 1998) adaptado por Morais *et al.* (2000). Este método presenta más ventajas principalmente cuando los datos están desbalanceados como es el caso de este trabajo.

De esta forma es posible separar todo el conjunto de tratamientos evaluados de los "n" ciclos de selección en "n+1" grupos: el grupo testigo y los n's grupos de familias evaluadas por ciclo de selección. Inicialmente se estima las medias de estos "n+1" grupos, ajustadas para efectos de año (en función del grupo de testigos comunes), de localidad/año y de bloques/localidad/año. Naturalmente, es necesario admitir la restricción de que todas las interacciones, tratamiento/año y tratamiento/localidad/año son componentes del error experimental. Las ganancias observadas por la selección entre dos ciclos sucesivos i y i+1 ($\hat{G}_{i,i+1}$), cuyas medias ajustadas de las familias evaluadas son \hat{m}_i y \hat{m}_{i+1} , está representado por:

$$\hat{G}_i = \hat{m}_{i+1} - \hat{m}_i$$

En ésta \hat{m}_i y \hat{m}_{i+1} son las medias ajustadas de las familias evaluadas en el ciclo "i" y "i+1", respectivamente.

Como las diferentes estimativas de ganancias observadas no son independientes ni son de varianzas homogéneas, la ganancia media debe estimarse por el método de los cuadrados mínimos generalizados (Hoffmam y Vieira, 1987). Para la estimativa de la matriz de covarianza de las ganancias observadas, se debe obtener la matriz de covarianza de las medias ajustadas de los "n + 1" grupos de tratamientos evaluados.

El rendimiento medio de los testigos, de 6810 kg/ha, fue significativamente más elevado que las medias de las familias de todos los ciclos de selección recurrente evaluados (Cuadro 1). La media es uno de los principales parámetros genéticos considerado en el mejoramiento poblacional. Cuando la media de la población es baja se puede tomar mucho tiempo para elevarla a un plató razonable, y tal esfuerzo puede no compensar el uso de esa población en el mejoramiento. En el caso de la CNA-IRAT 4, el menor rendimiento media de las familias en relación con los testigos puede atribuirse a los siguientes factores:

- a) Alta variabilidad genética entre y dentro de familias.
- b) Presencia del gen de androesterilidad genética en las familias.

c) Número reducido de ciclos de selección recurrente.

Incluso considerando solamente las 10 mejores familias en cada ciclo de selección, se observa que el rendimiento medio fue superior a 7000 kg/ha, siendo que las familias del segundo (7275 kg/ha) y las del tercer ciclos (7283 kg/ha) fueron significativamente más productivas que el grupo de los testigos, por la prueba de Dunnett (Dunnett, 1955; Dunnett, 1964), a 5% de probabilidad (Cuadro 2). Estos resultados evidencian el potencial genético de la población para extracción de líneas de elevado rendimiento de grano.

En el Cuadro 3 se presentan las ganancias observadas para rendimiento de grano en el primero y segundo ciclo de selección recurrente en kg/ha y en porcentaje de la media de las familias del primer ciclo. La ganancia observada en el primer ciclo fue de sólo 15,7 kg/ha (0,28%), no significativo. Las ganancias observadas en el segundo ciclo y en la media de los dos ciclos fueron respectivamente, 369,5 kg/ha (6,65%) y 259,9 kg/ha (4,67%), significativo, o sea, dos veces superior al valor de la respectiva desviación estándar. Estos valores son mayores que los estimados para los programas de mejoramiento convencional realizados en Brasil por varios autores. Santos *et al.* (1999) obtuvieron una ganancia de sólo

Cuadro 1. Media del rendimiento de grano de los testigos y de las familias en cada ciclo de selección recurrente en la población CNA-IRAT 4.

Grupo	Rendimiento de grano (kg/ha)
Testigos	6810
Familias del primer ciclo	5560 ¹
Familias del segundo ciclo	5576 ¹
Familias del tercer ciclo	5945 ¹
CV (%)	18,1

1. Valor significativamente más elevado que la media del grupo de los testigos, por la prueba de Dunnet, al nivel de 5% de probabilidad.

Cuadro 2. Media del rendimiento de grano de los testigos y de las diez mejores familias en cada ciclo de selección recurrente en la población CNA-IRAT 4.

Grupo	Rendimiento de grano (kg/ha)
Testigos	6810
10 mejores familias del primer ciclo	7131
10 mejores familias del segundo ciclo	7275 ¹
10 mejores familias del tercer ciclo	7283 ¹
CV(%)	18,1

1. Valor significativamente más elevado que la media del grupo de los testigos por la prueba de Dunnet, al nivel de 5% de probabilidad.

Cuadro 3. Estimativas de las ganancias observadas para rendimiento de grano para el primer (G12) y el segundo ciclo (G23) y la ganancia media (Gmedia) en kg/ha y en porcentaje de la media de las familias del primer ciclo.

Parámetro	Ganancia ¹ (kg/ha)	Desviación estándar	Ganancia en % de la media de las familias del ciclo 1
G12	15,7	± 207,7	0,28
G23	369,5	± 129,0	6,65
Gmedia	259,9	± 101,3	4,67

1. La ganancia se considera significativa cuando su valor es superior a dos veces la respectiva desviación estándar.

15 kg/ha/año (0,25%) no significativo, al evaluar el comportamiento del programa de mejoramiento de arroz de riego, en el estado de Minas Gerais.

Bresegheello *et al.* (1999) y Rangel *et al.* (2000b) estimaron en 54,9 kg/ha/año (0,8%) y 18,0 kg/ha/año (0,3%), respectivamente, las ganancias genéticas obtenidas por los programas de mejoramiento de las regiones noreste y centro-norte del Brasil.

Los resultados obtenidos con este trabajo muestran que con la selección recurrente aplicada en poblaciones genéticamente divergentes, se puede obtener ganancias considerables para rendimiento de grano. El mantenimiento de las ganancias, a lo largo de los ciclos de selección recurrente, sólo será posible si se tienen en cuenta algunos cuidados con la población como son evaluar un gran número de familias (250 a 300 familias); incrementar la precisión de los ensayos de evaluación de las familias prestando mucha atención en su conducción; y utilizar una intensidad de selección que permita obtener ganancias a corto plazo sin agotar la variabilidad genética de la misma.

EFFECTO DEL NÚMERO DE INTERCRUZAMIENTOS EN LA CNA-5

El desarrollo de poblaciones básicas pasa por una etapa inicial de selección de los progenitores y, posteriormente, por

intercruzamientos repetidos que buscan liberar variabilidad genética adicional para ser aprovechada en los ciclos selectivos subsecuentes. Hanson (1959) concluyó que por lo menos uno, aunque preferiblemente cuatro intercruzamientos, deberían preceder las generaciones de autofecundación para permitir la ruptura de grupos de ligamiento y, así, incrementar la recombinación génica. Para el arroz Fujimaki (1979), basado en las sugerencias de Hanson (1959), recomienda tres intercruzamientos antes de que la población sea autofecundada y entre en la etapa de selección.

Estudios efectuados en arroz para determinar la relación entre el número de intercruzamientos y el comportamiento medio de individuos derivados y la variación genética en la población, mostraron que no existen ventajas en realizar intercruzamientos o más de un intercruzamiento entre plantas F_2 , pues no hubo incremento en la media y en la varianza genética para varias características evaluadas (Marín-Garavito, 1994; Cabezas-Santacruz, 1995; Ospina *et al.*, 1997).

En Brasil no hay registros de trabajos que se hayan desarrollado para evaluar la eficiencia de realizar intercruzamientos en poblaciones base de arroz, y su relación con la variabilidad genética liberada.

Esto es importante, teniendo en cuenta que intercruzamientos adicionales demandan más tiempo y recursos. Por esto se desarrolló un estudio con el objetivo de evaluar el efecto de 0, 1, 2, 3 y 4 intercruzamientos en la media y en la variabilidad genética de la población de arroz de riego CNA-5 para diferentes características. La idea era contribuir al mejoramiento de la eficiencia del programa de selección recurrente del arroz en Brasil (Cordeiro, 2001; Cordeiro et al., 2002).

La "Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária" (Embrapa Arroz e Feijão) sintetizó la población CNA-5 según la metodología de Rangel y Neves (1997), utilizando como componentes la población CNA-1, que fue la fuente de androesterilidad genética; las cultivares comerciales Metica 1, BR-IRGA 409 y CICA 8; las fuentes de resistencia múltiple a las enfermedades fúngicas Piricularia y manchado de grano, Colombia 1, IR342 y Basmati 370; y las cultivares tradicionales De Abril, Paga Dívida, Quebra Cacho y Brejeiro. Después de la sintetización la población original CNA-5/0/0 se intercruzó una, dos, tres y cuatro veces obteniendo respectivamente, las poblaciones CNA-5/0/1 (un intercruzamiento), la CNA-5/0/2 (dos intercruzamientos), la CNA-5/0/3 (tres intercruzamientos) y la CNA-5/0/4 (cuatro

intercruzamientos). En cada una de las cinco poblaciones se cosecharon individualmente 60 plantas fértiles, totalizando 300 familias que se avanzaron a la generación $S_{0:2}$. Las familias $S_{0:2}$ se evaluaron en cinco látices triples 8x8 conducidos bajo condiciones de riego por inundación con control de la lámina de agua en dos localidades (Goianira y Lambari), en el año agrícola 1998/99. Los tratamientos de cada experimento fueron 60 familias de un mismo ciclo de intercruzamiento más cuatro testigos (Metica 1, BR-IRGA 409, CICA 8 y Javaé). Las parcelas se formaron con dos surcos de 2,0 m de largo, espaciados de 0,3 m, con 100 semillas por metro lineal y se colectaron datos de rendimiento de grano.

Las semillas cosechadas en masal en cada familia $S_{0:2}$ se utilizaron para evaluar la generación $S_{0:3}$ en el año agrícola 1999/00, utilizando los mismos procedimientos experimentales descritos para las $S_{0:2}$.

Se realizaron los análisis de varianza individual para cada localidad y generación, análisis combinado por localidad para cada generación y el análisis combinado considerando las dos localidades por generación e involucrando todos los ambientes (localidades y generaciones). Los efectos de localidades y generaciones se consideraron fijos y el de familia, aleatorio.

Para verificar la ocurrencia de cambios en la media de las familias con el aumento del número de intercruzamientos se estimaron ecuaciones de regresión lineal, teniendo como variable dependiente el rendimiento de grano y, como independiente, el número de intercruzamientos. Utilizando la estimativa de "b" obtenida para el carácter rendimiento de grano, también se estimó la ganancia genética en porcentaje [$G_j(\%)$] debido al intercruzamiento realizado, utilizando la siguiente expresión:

$$G_j(\%) = \left(\hat{b}_j / \bar{X}_{coj} \right) \times 100$$

En ésta:

\hat{b}_j es el coeficiente de regresión lineal obtenido en el ambiente j ;

\bar{X}_{coj} es la media estimada, correspondiendo a la población con 0 (cero) intercruzamiento en el ambiente j (intercepto de la ecuación de regresión).

A partir de las esperanzas matemáticas de los cuadrados medios se obtuvieron las siguientes estimativas:

a) Varianza fenotípica media entre las familias provenientes del intercruzamiento i , en el ambiente j (localidad y generación):

$$\hat{\sigma}_{F_{ij}}^2 = \frac{QMF_{ij}}{r}$$

En ésta:

QMF_{ij} es el cuadrado medio de las familias provenientes del intercruzamiento i , en el ambiente j (localidad y generación);
 r es el número de repeticiones.

b) Varianza genética entre las familias provenientes del intercruzamiento i en el ambiente j (localidad y generación):

$$\hat{\sigma}_{G_i}^2 = \frac{QMF_{ij} - QME}{r}$$

En ésta:

QME es el cuadrado medio del error del análisis conjunto involucrando todos los ambientes;

QMF_{ij} y r ya definidos. Adicionalmente se estimaron los intervalos de confianza asociados a las estimativas de las varianzas genéticas entre familias, utilizando las expresiones de Scheffé (1959) y Wrike y Weber (1986).

c) Heredabilidad (h_m^2) en el sentido amplio en la media de las familias, utilizando la expresión presentada por Ramalho *et al.* (1993):

$$h_{m_{ij}}^2 = \left(\hat{\sigma}_{G_{ij}}^2 / \hat{\sigma}_{F_{ij}}^2 \right) \times 100$$

En ésta:

$h_{m_{ij}}^2$ es heredabilidad estimada en porcentaje

relativa de las familias del intercruzamiento i en el ambiente j;

σ_{Gij}^2 y $\hat{\sigma}_{Fij}^2$, ya definidos.

Los límites inferiores y superiores de las estimativas se estimaron por las expresiones presentadas por Knapp *et al.* (1985), utilizando un nivel de significancia de 5%.

d) Heredabilidad realizada (h_r^2) que se calculó según la expresión presentada por Fehr (1987) y Ramalho *et al.* (1993):

$$h_r^2 (\%) = \frac{GS_{ij}/m_{ij}}{ds_{ij}/m_{ij}}$$

En ésta:

GS_{ij} es el comportamiento para rendimiento de grano en la generación j' de las cinco y diez mejores y peores familias, provenientes del intercruzamiento i seleccionadas en la generación j menos la media general de las familias provenientes del intercruzamiento i en la generación j';

ds_{ij} es el diferencial de selección (esto es la media de las cinco y diez mejores y peores familias seleccionadas en la generación j, provenientes del intercruzamiento i menos la media general de las familias de esa generación, en el intercruzamiento i);

m_{ij} y $m_{ij'}$ es la media general de las familias provenientes del intercruzamiento i, en las generaciones j y j', respectivamente;

j generación en que fue realizada la selección de las cinco y diez mejores y peores familias, que en el presente caso corresponde a $S_{0:2}$; j' generación en que las familias seleccionadas en la generación j fueron evaluadas, que en el presente caso corresponde a $S_{0:3}$.

e) Ganancia genética realizada, que se estimó utilizando la expresión presentada por Ramalho *et al.* (1993):

$$GR (\%) = \left[(MF_{ij'} - m_{ij}) / m_{ij} \right] \times 100$$

En ésta:

GR(%) es la ganancia genética realizada expresada en porcentaje;

$MF_{ij'}$ es la media de las cinco o diez familias más productivas provenientes del intercruzamiento i, seleccionadas en la generación $S_{0:2}$ y evaluadas en la generación $S_{0:3}$;

m_{ij} es la media general de las familias del intercruzamiento i en la generación $S_{0:3}$.

Para detectar cambios en las ganancias genéticas realizadas y en las medias de las cinco y diez familias más productivas, con la variación en el número de intercruzamientos, se estimaron ecuaciones de regresión lineal, teniendo como variable dependiente la ganancia realizada en porcentaje o el rendimiento medio, y como variable independiente el número de intercruzamientos, considerando los datos de Lambari y Goianira y, posteriormente, la media de esas localidades.

La mayoría de las fuentes de variación presentaron significancia ($P \leq 0,001$) en los

análisis conjuntos involucrando todas las localidades y generaciones. Se obtuvieron diferencias no significativas para localidades y para las interacciones testigos/generaciones y testigos/generaciones/localidades.

Las interacciones involucrando familias/localidades y familias/generaciones fueron significativas, indicando que el comportamiento de las familias no fue consistente en las diferentes localidades y generaciones.

Algunas alternativas para evaluar el efecto del número de ciclos de intercruzamientos en la formación de una población se encuentran disponibles. Una de

Cuadro 4. Medias de rendimiento de grano (gramas/parcela) de familias provenientes de diferentes números de intercruzamientos, referentes a los experimentos conducidos en Lambari y Goianira, en las generaciones $S_{0:2}$ (1998/99) y $S_{0:3}$ (1999/00).

Número de cruzamiento	Ambiente				
	Lambari		Goianira		
	$S_{0:2}$	$S_{0:3}$	$S_{0:2}$	$S_{0:3}$	Media
0	396,0	401,8	417,3	382,8	399,5
1	375,0	364,2	393,5	353,8	371,6
2	417,3	410,3	436,6	384,5	412,2
3	444,0	420,3	446,3	391,6	425,5
4	471,2	427,0	483,5	406,8	447,1
a ¹	376,7	383,4	398,4	366,8	381,3
b ¹	21,9	10,6	18,5	8,6	14,9
R ² (%)	83,0	47,0	76,0	49,3	69,5
P ²	0,02	0,18	0,04	0,16	0,05
Media de las familias	420,6	404,7	435,4	383,9	411,2
Media de los testigos	675,2	649,5	623,8	569,5	629,5

1. a es el intercepto de la ecuación de regresión lineal y b es el coeficiente de regresión lineal.

2. Nivel de significancia de la prueba de t.

ellas es verificar si ocurren cambios en la media de las familias con los ciclos de intercruzamientos. Las estimativas del coeficiente de regresión lineal b fueron positivas y diferentes de cero en todos los ambientes, sugiriendo que el rendimiento medio aumentó con el número de intercruzamientos. La mayor respuesta para rendimiento de grano se obtuvo en la generación $S_{0.2}$ en Lambarí, con un valor de $b=21.9$. Ese valor corresponde a una ganancia genética de 5,83% por ciclo de intercruzamiento sobre el intercepto estimado en la ecuación de regresión (Cuadro 4).

Se obtuvieron bajas estimativas de "b" para la generación $S_{0.3}$ en Lambarí (10,6 gramas/parcela) y en Goianira (8,6 gramas/parcela). Sin embargo, estos valores representan ganancias genéticas expresivas de 2,77% y 2,34%, respectivamente. En la media de los cuatro ambientes, el "b" estimado fue de 14,9 gramas/parcela, representando un aumento en la media de las familias de 3,91% (Cuadro 4). Estos resultados difieren de los obtenidos por Marín-Garavito (1994) que trabajó con familias de la población de arroz de riego CNA-IRAT 2 con cero, uno, dos y tres ciclos de intercruzamientos, y no detectó diferencias significativas para rendimiento de grano en las medias de las familias.

En principio, estos resultados evidencian la ventaja de realizar más de un intercruzamiento no obstante que se hacen necesarios algunos cuestionamientos. El primero de ellos está relacionado con el propósito del intercruzamiento de contribuir al incremento en la media del carácter rendimiento de grano. Considerando el mismo conjunto génico y la ausencia de selección no se esperan cambios en las frecuencias alélicas, pues lo que el intercruzamiento podría proporcionar sería la ocurrencia de nuevas combinaciones genotípicas. Esto podría causar aumento en la expresión del carácter si en el control genético del mismo estuvieran, por ejemplo, involucrados cambios epistáticos. No existe mucha información a este respecto para el cultivo del arroz, pero la disponible indica que existe predominancia de efecto aditivo (Morais, 1992). En caso de que esto fuera cierto, no sería posible explicar el aumento en el rendimiento medio debido solamente al intercruzamiento.

Otro cuestionamiento es que durante el intercruzamiento habría problemas de muestreo, esto es, que existiría la posibilidad de cambios en las frecuencias alélicas.

En este trabajo se evaluaron 60 familias por intercruzamiento. Sería muy

difícil evaluar un número superior e inclusive en la literatura existen trabajos con objetivo semejante, cuyo número de familias utilizadas fue hasta menor. Cabe resaltar que el problema del muestreo debe ser más serio durante el intercruzamiento que en la evaluación. Como la recombinación se realizó utilizando la androesterilidad, se espera que en cada intercruzamiento se incremente la frecuencia de alelos del progenitor androestéril. La IR36, ampliamente cultivada en Asia por presentar en particular elevada productividad, fue la que originó el progenitor androestéril, y por lo tanto debe contener muchos alelos favorables de la variedad normal que podrían ser responsables por el incremento en el promedio de la población. Una buena evidencia con relación a ello la ofrecen Ferreira *et al.* (2000) que, trabajando a nivel molecular con la población CNA-5, originaria de uno y tres intercruzamientos, observaron que en cada intercruzamiento estaría ocurriendo un retorno al "background" genético del progenitor androestéril, causando desviaciones en las frecuencias alélicas de la población. En cuatro loci analizados se observó un incremento marcado en la frecuencia de alelos del progenitor androestéril.

Un último interrogante es cuál sería el efecto de la selección natural durante cada

intercruzamiento sin que ninguna selección artificial se realice. En la formación de la población CNA-5, como ya se mencionó antes, se incluyeron 23 progenitores, considerando la población CNA-1 que fue la fuente de androesterilidad e involucrando cultivares élitres, tradicionales y exóticos, que cuando se intercruzaron generaron una variabilidad muy grande en la población. Considerando que es más adaptado el individuo que deja mayor número de descendientes, o sea, mayor número de semillas, probablemente, los cultivares más adaptadas se beneficiaron en el proceso de polinización natural en el campo, lo que resultó en el crecimiento, en este caso, de la media de rendimiento de grano de las familias. La respuesta a la acción de la selección natural se ha reportado en la literatura.

El resultado más expresivo a este respecto se observó en cebada (Allard, 1988). En este trabajo, después de 50 generaciones sucesivas de endogamia de una población segregante, se observó, para rendimiento de grano, ganancia genética próxima al 1% por generación. Por otro lado, varios trabajos involucrando mezclas de cultivares también evidenciaron la acción de la selección natural, pues en pocas generaciones, uno o dos cultivares predominaron (Cardoso y Vieira, 1976).

Ferreira *et al.* (2000) verificaron que algunos alelos presentes en los progenitores se perdieron después del tercer ciclo. Los autores comentan que eso puede ser un indicativo de que la estrategia de recombinación utilizando androesterilidad genética puede favorecer algunos progenitores.

Otra alternativa para verificar el efecto del intercruzamiento es la evaluación de la variabilidad genética disponible para la selección. En la literatura existen algunos estudios al respecto (Hanson, 1959; Fujimaki, 1979; Lamkey *et al.*, 1995), que consideran el intercruzamiento como una manera de romper los bloques de ligamiento y de liberar mayor variabilidad.

Las mayores estimativas de varianza genética se obtuvieron por el grupo de familias originario de la población con cero intercruzamiento en las dos localidades y en las dos generaciones. La mayoría de las veces estas estimativas se ubicaron fuera de los intervalos de confianza de los otros grupos o tipos de familias. Estos a su vez, obtuvieron estimativas de magnitudes similares siendo que, en algunos casos, el aumento en el número de intercruzamientos presentó hasta tendencia de reducir la variabilidad (Cuadro 5). Ferreira *et al.* (2000) observaron una disminución de alelos con el incremento de los intercruzamientos, caracterizando

una pérdida prematura de la variabilidad genética de la población, evidenciando que algunos progenitores resultan favorecidos en el proceso de cruzamiento al azar con las plantas androestériles. Esos resultados están de acuerdo con los obtenidos por Marín-Garavito (1994) y Cabezas-Santacruz (1995) que también observaron aumentos en las varianzas genéticas para varias características en la población de arroz de riego CNA-IRAT 2, con la realización de intercruzamientos.

Las estimativas de la heredabilidad variaron de 85,55% (Lambari – S_{0,3}) a 97,18% (Lambari – S_{0,2}) y de 74,30% (Goianira – S_{0,3}) a 96,94% (Goianira – S_{0,2}), indicando la presencia de gran variabilidad genética para rendimiento de grano dentro de cada generación. Valores similares obtuvieron Rodriguez *et al.* (1998) y Santos (2000). Como las estimativas de la heredabilidad en el sentido amplio (h^2_m) fueron además de altas muy próximas se observa que, en relación con las estimativas de las varianzas fenotípicas, las estimativas de las varianzas genéticas, para todos los grupos de familias, excepto aquellas originarias de la población con cero intercruzamiento, presentaron el mismo patrón de comportamiento, no existiendo, por lo tanto, evidencias de que el incremento en el número de

Cuadro 5. Estimativas de la varianza genética (σ_g^2) y de la heredabilidad en el sentido amplio (h_m^2) y sus respectivos intervalos de confianza para el carácter rendimiento de grano, obtenidas a través de la evaluación de familias S_{02} y S_{03} de arroz de riego derivadas de la población CNA-5 con diferentes números de intercruzamientos, en experimentos conducidos en Lambari y Goianira, Brasil.

Generación/ número de intercruzamiento	S_{02} (1998/99)	Localidad/Parámetro			
		Lambari	h_m^2 (%) ¹	σ_g^2	h_u^2 (%) ¹
0	26358,04 (18734,60-39828,78)	97,18 (96,04-98,12)	24205,65 (16774,62-37977,64)	96,94 (95,70-97,96)	
1	11892,54 (8378,45-18205,6)	93,96 (91,55-95,96)	7993,57 (5577,78-12412,80)	91,27 (87,78-94,16)	
2	14175,98 (10017,44-21604,55)	94,88 (92,84-96,57)	5420,49 (3729,11-8599,05)	87,64 (82,70-91,73)	
3	12114,65 (8534,93-18545,67)	94,06 (91,69-96,03)	5179,27 (3563,16-8216,38)	87,14 (82,00-91,39)	
4	20101,36 (14287,52-30374,51)	96,34 (94,87-97,55)	5141,95 (3537,49-8157,18)	87,06 (81,89-91,34)	
S_{03} (1999/00)		Localidad/Parámetro			
		Lambari	h_m^2 (%) ¹	σ_g^2	h_u^2 (%) ¹
		18844,86 (13316,70-28720,04)	96,10 (94,53-97,40)	13305,14 (9373,64-20368,13)	94,57 (92,38-96,38)
		4525,42 (3089,25-7264,90)	85,55 (79,77-90,33)	3768,67 (2551,42-6128,06)	83,14 (76,40-88,71)
		9332,68 (6533,64-14421,26)	92,43 (89,40-94,93)	4113,20 (2796,43-6644,74)	84,33 (78,07-89,51)
		5614,87 (3877,18-8857,46)	88,02 (83,23-91,98)	2209,14 (1428,69-3864,93)	74,30 (64,02-82,79)
4	5265,90 (3622,76-8353,81)	87,33 (82,26-91,52)	3556,86 (2397,54-5823,03)	82,32 (75,24-88,16)	

1. El número entre paréntesis indica los límites inferior y superior de los intervalos de confianza ($a = 0,05$).

Cuadro 6. Estimativas, en porcentaje, de heredabilidad realizada (h_t^2), con la selección de las cinco y diez mejores y peores familias, para el carácter rendimiento de grano, provenientes de números diferentes de intercruzamientos realizados en la población de arroz de riego CNA-5, en los municipios de Lambari y Goianira, y en la media de las dos localidades.

Número de intercruzamiento	5 mejores	5 peores	10 mejores	10 peores
Lambari				
0	59,39	36,89	67,58	44,37
1	30,31	50,79	17,49	51,88
2	50,00	62,54	48,08	61,58
3	23,05	52,08	13,31	33,11
4	35,70	27,16	41,63	27,50
Media	39,69	45,89	37,62	43,69
Goianira				
0	28,59	26,05	58,12	39,18
1	33,30	43,40	36,29	18,28
2	78,76	81,51	76,70	62,28
3	16,44	33,40	20,57	38,61
4	47,39	86,21	66,53	73,87
Media	40,89	54,11	51,64	46,44
Media de las dos localidades				
0	88,07	35,75	71,46	42,25
1	22,90	58,57	38,10	46,36
2	69,48	60,59	70,98	73,19
3	8,72	55,24	20,56	52,46
4	34,20	56,74	62,15	49,35
Media	44,67	53,38	52,65	53,32

intercruzamientos promocionó una mayor variabilidad (Cuadro 5).

Se puede concluir así que el aumento en el número de intercruzamientos no proporcionó incrementos en la variabilidad genética de la población de arroz de riego CNA-5. Esto corrobora los resultados encontrados en la

literatura que reportan que no hay ventajas en la realización de intercruzamientos o más de un intercruzamiento entre plantas F_2 en la población base, antes de los procesos de autofecundación y evaluación, en programas de selección recurrente (Meredith y Bridge, 1971; Bos, 1977; Altman y Busch, 1984; Guímarães y

Fehr, 1989; Marin-Garavito, 1994; Cabezas-Santacruz, 1995; Uphoff *et al.*, 1997; Ospina *et al.*, 1997).

La evaluación de la eficiencia de la selección para rendimiento de grano se estudió en este trabajo, pues las familias se probaron en dos generaciones. Para tal efecto se seleccionaron las cinco y diez mejores y peores familias en cada grupo representativo de los números de intercruzamientos en la generación $S_{0:2}$, y se verificó la respuesta de esa selección en la generación $S_{0:3}$, para Lambari, Goianira y en la media de las dos localidades. Posteriormente se obtuvieron estimativas de la heredabilidad realizada (h_r^2), que

es la que realmente refleja el resultado de la selección (Cuadro 6).

Las estimativas de heredabilidad realizadas fueron inferiores a las estimativas de heredabilidad en el sentido amplio que se citaron antes. Santos (1996) al evaluar familias $S_{0:2}$ y $S_{0:3}$ de la población CNA-IRAT 4 de arroz de riego en el sur de Minas Gerais, también obtuvo estimativas de heredabilidad realizadas inferiores a las estimativas de heredabilidad en el sentido amplio. Esa diferencia está asociada, principalmente, con los efectos de las interacciones familias/localidad y familias/generaciones que inflan las estimativas de

Cuadro 7. Ganancia genética realizada (Gr %) y medias de rendimiento de grano (gramas/parcela) de las cinco y diez mejores familias seleccionadas en la generación $S_{0:2}$, y sus respuestas a la selección en la generación $S_{0:3}$, provenientes de números diferentes de intercruzamientos realizados en la población de arroz de riego CNA-5, en Lambari, en los años agrícolas 1998/99 y 1999/2000.

Número de intercruzamiento	5 mejores		10 mejores	
	Gr (%)	Media	Gr (%)	Media
0	47,41	592,26	41,45	568,32
1	15,49	420,64	7,18	390,37
2	24,93	512,65	19,45	490,16
3	8,65	456,61	4,45	438,96
4	23,04	525,34	19,63	510,78
a	35,02	521,07	27,71	493,02
b	-5,56x	-9,79x	-4,64x	-6,65x
R ² (%)	36,00	5,47	25,20	2,37
P	0,264	0,698	0,372	0,80

varianza genética, lo cual no ocurre con la heredabilidad realizada. En la mayoría de los casos las estimativas de heredabilidades realizadas encontradas permiten prever que la selección efectuada en un ambiente proporciona ganancias para rendimiento de grano en el otro ambiente, para todos los tipos de familias (Cuadro 6).

Finalmente, lo más importante en la verificación de la eficiencia de intercruzamientos es la comparación de ganancias genéticas con la selección. En ese sentido se estimaron para cada tipo de familia, las ganancias genéticas realizadas con base en la selección de las cinco y diez familias más

productivas en $S_{0,2}$ y la respuesta a la selección en $S_{0,3}$. Los resultados indicaron que aunque las estimativas de R^2 no hayan sido de grandes magnitudes, las estimativas de los coeficientes de regresión lineal b obtenidas fueron siempre negativas. Esto evidencia la tendencia de reducción en el incremento de la ganancia genética, como también en la media de las mejores familias, con el aumento del número de intercruzamientos (Cuadros 7, 8 y 9). Llama la atención que para cualquier número de intercruzamiento realizado fue posible seleccionar familias con rendimiento de grano

Cuadro 8. Ganancia genética realizada (Gr %) y medias de rendimiento de grano (gramas/parcela) de las cinco y diez mejores familias seleccionadas en la generación $S_{0,2}$ y sus respuestas a la selección en la generación $S_{0,3}$, provenientes de números diferentes de intercruzamientos realizados en la población de arroz de riego CNA-5, en Goianira, en los años agrícolas 1998/99 y 1999/2000.

Número de intercruzamiento	5 mejores		10 mejores	
	Gr (%)	Media	Gr (%)	Media
0	17,84	451,15	31,51	503,49
1	13,78	402,59	12,24	397,14
2	22,60	471,37	17,66	452,38
3	5,02	411,30	5,20	412,00
4	15,77	470,96	16,83	475,28
a	17,58	431,81	23,97	456,37
b	-1,29	4,83	-3,64	-4,16
$R^2(%)$	10,00	5,47	36,00	2,25
P	0,59	0,69	0,26	0,80

superiores, lo mismo que en el caso de las familias originarias de cero intercruzamiento que presentaron una de las menores medias. Esos resultados concuerdan con los de Piper y Fehr (1987), Guimarães y Fehr (1989) y Uphoff *et al.* (1997) que argumentan que el aumento en el número de intercruzamientos no elevó la ganancia genética para rendimiento de grano en soya y, por consiguiente, no debe ser aconsejado como metodología eficiente en programas de selección recurrente.

Otro aspecto que merece destacarse se relaciona con el tiempo dedicado a la realización de los intercruzamientos.

Considerando que para 0, 1, 2, 3 y 4 intercruzamientos se necesitan, aproximadamente, 1; 1,5; 2,0; 2,5 y 3,0 años respectivamente, es evidente que los resultados obtenidos para familias originarias de cero intercruzamiento, son mucho más expresivos y muestran una vez más que el intercruzamiento de la población base, en el presente trabajo, no fue ventajoso.

Por otro lado, todo indica que la metodología de cruzamientos manuales en cadena, utilizada antes de la realización de los intercruzamientos al azar en el campo, parece ser eficiente y

Cuadro 9. Ganancia genética realizada (Gr %) y medias de rendimiento de grano (gramas/parcela) de las cinco y diez mejores familias seleccionadas en la generación $S_{0,2}$ y sus respuestas a la selección en la generación $S_{0,3}$, provenientes de números diferentes de intercruzamientos realizados en la población de arroz de riego CNA-5, con base en la media de las dos localidades (Lambari y Goianira), en los años agrícolas 1998/99 y 1999/2000.

Número de intercruzamiento	5 mejores		10 mejores	
	Gr (%)	Media	Gr (%)	Media
0	54,49	606,09	36,24	534,49
1	9,19	392,02	12,30	403,192
2	6,29	501,90	21,43	482,58
3	2,49	416,06	4,83	425,47
4	14,50	477,33	18,33	493,30
a	38,73	525,38	27,28	479,83
b	-8,67	-23,35	-4,33	-6,01
R ² (%)	44,89	19,36	34,10	3,20
P	0,19	0,44	0,28	0,77

suficiente para formar la población base y permitir la selección de familias superiores, sin la necesidad adicional de intercruzamientos, lo cual hace que el programa de selección recurrente del arroz sea más rápido y que requiera menos recursos.

EVALUACIÓN DEL POTENCIAL GENÉTICO DE LA CNA-11

Las bajas temperaturas son un grave problema para el arroz de riego del sur de Brasil, principalmente en el estado del "Rio Grande do Sul", pues los actuales cultivares son sensibles a temperaturas bajas en las fases vegetativa y reproductiva. Esa sensibilidad, junto con las condiciones climáticas en el inicio de la siembra y en la fase reproductiva, ocasiona pérdidas en el rendimiento de grano e incrementa los costos.

Desde el punto de vista del mejoramiento genético se pueden adaptar dos estrategias para reducir los efectos de las bajas temperaturas. La primera sería a través de la obtención de cultivares de ciclo corto que permitiría el escape del período más crítico que es la fase reproductiva. La segunda sería la obtención de cultivares con tolerancia genética al frío. Para esta estrategia se podría pensar en la sintetización de una población que posea en su constitución fuentes para elevado

rendimiento de grano y para tolerancia al frío y, trabajarla mediante la metodología de selección recurrente. Eso permitiría generar y manejar variabilidad con el objetivo de extraer líneas recombinantes que combinaran las dos características deseables: elevado rendimiento y tolerancia al frío.

El objetivo del trabajo que se describe a continuación fue evaluar el potencial genético de la población CNA-11 en cuanto a su rendimiento de grano, tolerancia al frío y otras características fenotípicas de interés a través de la estimativa de varios parámetros genéticos (Lopes, 2002).

La población de selección recurrente de arroz de riego CNA-11, sintetizada por la "Embrapa Arroz e Feijão", está constituida de diversos genotipos que fueron utilizados como fuente de genes para rendimiento; para resistencia al gorgojo de la raíz, a la Piricularia y a la Helmintosporiosis; para tolerancia al frío y a la toxicidad al hierro; y para precocidad y calidad de grano (Rangel *et al.*, 2000a). Como fuente de androesterilidad genética se utilizaron plantas de la población CNA-1 que contiene alelos para rendimiento, precocidad, calidad de granos, resistencia a la Piricularia y tolerancia a la toxicidad al hierro (Rangel *et al.*, 1997). La fuente de androesterilidad empleada en

la síntesis de la población CNA-1 fue el cultivar IR36 (Singh e Ikehashi, 1981).

La población original CNA-11/0/2, segregando 50% de plantas fértiles (Msms) y 50% de plantas androestériles (msms), se sembró en "Pelotas" y en "Santa Vitória do Palmar", ciudades ubicadas en la región sur del estado del "Rio Grande do Sul", para selección de plantas individuales fértiles. Las semillas cosechadas formaron las familias $S_{0,1}$. Esta fase del proyecto estuvo a cargo de la "Embrapa Clima Temperado", localizada en la ciudad de "Pelotas", y del "Instituto Rio Grandense do Arroz" (IRGA), ubicado en "Santa Vitória do Palmar". Las semillas de las familias se sembraron en cajas para producción de mudas y el transplante para la localidad definitiva se realizó 25 días después en un espaciamiento de 0,30 x 0,20 m. El manejo de las plantas en el campo se realizó según las recomendaciones generales para el cultivo del arroz de riego (EPAGRI, 1997). En la maduración se seleccionaron 258 plantas fértiles, siendo este total la suma de las dos localidades y con base en los criterios esterilidad de espiguillas, tipo de grano, altura de planta y ciclo. Las semillas $S_{0,1}$ se avanzaron para $S_{0,2}$ en Formoso do Araguaia, estado del Tocantins (región central del Brasil), con el objetivo de incrementar la cantidad de semillas para los

ensayos de evaluación de las características fenotípicas. Las semillas de las plantas de cada familia se cosecharon de forma masal y constituyeron las familias $S_{0,2}$.

De las 258 familias solamente se incluyeron 140 en los ensayos, siendo la mitad derivada de la selección en "Pelotas" y la otra mitad de la selección realizada en "Santa Vitória do Palmar". Las 140 familias $S_{0,2}$, junto con cuatro testigos (BR-IRGA 410, IRGA 418, IRGA 420 y INIA Tacuari), se evaluaron en ensayos de campo en dos localidades del "Rio Grande do Sul" (Cachoeirinha y Santa Vitória do Palmar) en el delineamiento experimental de látice triple (12 x 12). Las parcelas experimentales se constituyeron de seis surcos espaciados de 0,20 m y con 3,0 m. El área útil constó de los cuatro surcos centrales con 2,50 m de largo, totalizando 2,0 m². La siembra se realizó deliberadamente fuera de la época recomendada con la idea de forzar las plantas al estrés de las temperaturas bajas en la fase reproductiva.

Se evaluaron diez caracteres fenotípicos en el campo y en el laboratorio: rendimiento de grano (REND), altura de planta (ALT), ciclo de emergencia a 80% de la floración (FLR80), número de granos por panícula (GRPAN),

esterilidad de las espiguillas (ESTSP), Manchado de grano (MCHGL), peso de 1000 granos (MMGR), rendimiento de grano entero (GRINT), largo del grano (CMPGR) e índice de centro blanco en los granos (CBGR).

Se realizaron los análisis de varianza individual y conjunto para las dos localidades, considerando los efectos de las familias como aleatorios y, los efectos de localidades como fijos. Para el análisis conjunto se probó la homogeneidad de las varianzas de los errores experimentales por el método del F máximo de Hartley (1950), citado por Cruz y Regazzi (1997).

Los caracteres Manchado de grano e índice de centro blanco en los granos tuvieron sus datos transformados por la raíz cuadrada y el carácter largo del grano por el logaritmo neperiano, siguiendo la interpretación del análisis de los residuos y de la regresión de los datos originales, utilizando el aplicativo estadístico "Statistical Analysis System" (SAS Institute, 2000).

Con base en el análisis de varianza conjunto de las dos localidades se determinaron los siguientes parámetros genéticos: varianza del error efectivo (σ_e^2), varianza fenotípica media entre las familias (σ_p^2), varianza genotípica entre las familias (σ_g^2), coeficiente de variación genética

(CV_g), índice de variación (b), heredabilidad (h^2) y las correlaciones fenotípicas (r_f), ambientales (r_a) y genotípicas (r_g) entre el rendimiento de grano y los demás caracteres.

Se calculó también la ganancia esperada por la selección directa utilizando la siguiente fórmula:

$$Gsd_x = ds_x \cdot h_x^2$$

En ésta:

Gsd_x es la ganancia esperada por la selección directa en el carácter principal (x);
 ds_x es el diferencial de selección en el carácter principal (x);

$ds_x = \bar{X}_{FAM(s)} - \bar{X}_{FAM(o)}$ [media de las familias seleccionadas (s) menos la media de las familias evaluadas(o)];

h_x^2 es la heredabilidad del carácter principal (x).

La ganancia esperada por la selección indirecta se estimó por la fórmula:

$$Gsi_{x(y)} = ds_{x(y)} \cdot h_x^2$$

En ésta:

$Gsi_{x(y)}$ es la ganancia esperada en el carácter principal (x) cuando la selección es practicada en el carácter secundario (y);

$ds_{x(y)}$ es la diferencial de selección indirecta en el carácter principal (x), que se obtiene en función de la media del carácter de aquellos individuos cuya superioridad fue evidenciada con base en el otro carácter (y) sobre el cual se practica la selección directa;

Cuadro 10. Estimativas de los parámetros genéticos de 140 familias S_{002} derivadas de la población de arroz CNA-11 y cuatro testigos para los caracteres rendimiento de grano (REN), altura de planta (ALT), ciclo de la emergencia a 80% de la floración (FLR80), esterilidad de espiguitas (STESP), número de granos por panícula (GRPAN), Manchado de grano (MCHGL), peso de 1000 granos (MMGR), rendimiento de grano entero (GRINT), largo del grano (CMPGR) e índice de centro blanco en los granos (CBGR), referentes a los experimentos realizados en Cachoeirinha (L1) y "Santa Vitória do Palmar" (L2), año agrícola 1999/2000.

Parámetro	Caracteres						CBGR ² (nota 0-5)
	REN (g/parcela)	ALT (cm)	FLR80 (No. días)	STESP (%)	GRPAN (No.)	MCHGL ² (nota 0-9)	
\bar{X}_{FAM1}	883,4	85,1	88,0	35,3	56,6	2,1	26,2
\bar{X}_{FAM2}	369,4	93,0	81,4	41,5	51,8	2,4	24,9
\bar{X}_{GERAL}	626,7	77,3	84,7	38,4	54,2	2,2	25,6
\bar{X}_{FAM}	614,4	85,3	84,8	38,8	53,7	2,2	25,6
\bar{X}_{TEST}	1053,6	79,8	82,4	26,1	71,7	2,0	24,1
$CV_{Exp} (%)$	17,8	7,2	3,6	25,6	24,4	25,4	5,7
σ_p^2	35609	67,8	33,4	57,6	83,0	0,074	1,84
σ_g^2	33535	61,4	31,8	41,4	53,9	0,052	1,48
$H^2 (%)$	94,2	90,6	95,4	71,9	64,9	70,7	80,5
$CV_g (%)$	29,8	9,2	6,7	16,6	13,7	16,1	4,8
b	1,7	1,3	1,8	0,6	0,6	0,6	0,8

1. Medias ajustadas por el método de los cuadrados mínimos usando el comando LSMEANS del SAS (SAS Institute Inc., 2000).

2. Análisis de la varianza realizada con datos transformados por la raíz cuadrada.

3. Análisis de la varianza realizada con datos transformados por el logaritmo neperiano.

h_x^2 es la heredabilidad del carácter principal (x).

Para más información sobre el tema de los índices de selección se puede consultar Geraldi (Capítulo 3 de esta publicación).

La ganancia por selección también puede expresarse en porcentaje sobre la media original de las familias:

$$Gs(\%) = \left[\left(ds \cdot h^2 \right) / \bar{x}_{FAM(0)} \right] \cdot 100$$

o aún, por año, considerando en este caso que el ciclo de selección recurrente se completa en 2 años:

$$Gsa(\%) = \left\{ \left[\left(ds \cdot h^2 \right) / \bar{x}_{FAM(0)} \right] \cdot 100 \right\} / 2$$

Los efectos de familias y de la interacción familias/localidades fueron significativos para todas las variables, indicando la amplia variabilidad fenotípica de los genotipos estudiados y también el comportamiento diferenciado de una localidad a otra. Si, por un lado, el efecto de familias indica la posibilidad de obtención de ganancias genéticas por la selección para todos los caracteres, la significancia de la interacción familias/localidades puede dificultar el proceso de selección, considerando que las mejores familias en una localidad no son necesariamente las mejores en la otra. Para el carácter REND, la media de las familias (614 g/parcela) correspondió a solamente 58% de la media de los testigos (1054 g/parcela) (Cuadro 10) y la amplitud de variación fue de 244

a 1289 g/parcela. Estos datos muestran que las familias evaluadas presentan medias de REND relativamente bajas, pero una variabilidad genética bastante amplia, considerando que las cinco mejores familias presentaron REND igual o superior a la media de los testigos.

Los caracteres STESP y GRPAN están correlacionados y deben analizarse conjuntamente. Las familias S_{0,2} presentaron mayor media de STESP (38,8%) y menor media de GRPAN (54 granos por panícula) que las medias de los testigos, que fueron 26,1% y 72 granos por panícula, respectivamente (Cuadro 10). La amplitud de variación de las medias de las familias para el carácter STESP fue de 21,2 a 73,0% y el testigo con mejor comportamiento fue la cultivar INIA Tacuari, con 17,5%. Para el carácter GRPAN también se observó que las mejores familias tuvieron comportamiento inferior al del mejor testigo. Estos dos componentes pueden considerarse como los principales responsables para explicar la baja media de REND de las familias.

Las familias mostraron mayor media de la MMGR (25,6 g) comparado con la media de los testigos (24,1 g). Por otro lado, la calidad de los granos evaluada por el carácter CBGR, fue inferior en las familias con nota media de 2,2, mientras los

testigos presentaron media de 1,2 (Cuadro 10).

No hubo diferencias significativas entre las medias de las familias $S_{0,2}$ y de los testigos para los caracteres ALT, FLR80, MCHGL, GRINT y CMPGR. Esto muestra que las familias evaluadas presentan altura de planta y ciclo adecuados y que el tamaño del grano y el rendimiento de grano enteros están de acuerdo con el requerido por el mercado brasileño de arroz. El comportamiento de estas variables puede haber sido consecuencia de las eficientes selecciones realizadas en las etapas de síntesis y en la evaluación de la población original en "Pelotas" y "Santa Vitória do Palmar".

Las interacciones familias/localidades y testigos/localidades presentaron resultados diferentes para cinco de los diez caracteres evaluados. Mientras la primera fue significativa para todos los caracteres, la segunda no lo fue para FLR80, STESP, GRPAN, GRINT y CMPGR. Esto significa que para esas variables las cuatro cultivares testigos tuvieron el mismo comportamiento en las dos localidades. Se debe tener presente que el número de familias es muy superior al número de testigos y que las familias están formadas por un conjunto de genotipos con divergencia genética en muchos loci y con mayor heterocigocidad

que las cultivares, lo cual puede contribuir a la significancia de la interacción con el ambiente. De cualquier manera, dada la importancia de la interacción, es responsabilidad del fitomejorador evaluar su magnitud y significancia, cuantificar sus efectos sobre las técnicas de mejoramiento y estrategias de difusión de tecnología y proveer subsidios que posibiliten adoptar procedimientos para su minimización (Cruz y Regazzi, 1997).

Las estimativas de las varianzas genotípicas (σ_g^2) y de las heredabilidades (h^2) fueron altas, lo cual confirma que gran parte de la variabilidad fenotípica se debe a la variación en el genotipo (Cuadro 10). Los valores de heredabilidad oscilaron entre 64,9% (GRPAN) y 95,4% (FLR80). Esto confiere también buena precisión de selección por el fenotipo, ya que la raíz cuadrada de la heredabilidad indica la precisión de la selección (Falconer, 1989).

Para REND, la h^2 obtenida fue de 94,2%, que está de acuerdo con los valores citados en trabajos similares. Por ejemplo Cordeiro (2001) encontró valores de heredabilidad que variaron de 85,6% a 97,2% en la evaluación de familias provenientes de la población CNA-5, en dos generaciones ($S_{0,2}$ y $S_{0,3}$) y con diferentes números de intercruzamientos. Rangel *et al.* (1998) encontraron

valores más bajos, variando la amplitud de 49,9% a 74,0%. Morais (1992) encontró valores de h^2 entre familias de 27,8% a 68,7%.

El coeficiente de heredabilidad es una propiedad de la población en estudio y refleja el grado de variabilidad genética entre las unidades de evaluación. La principal función de la heredabilidad es predecir. Con ello expresa la confiabilidad del valor fenotípico como estimador del valor genotípico (Falconer, 1989). En este caso y como es el primer ciclo de selección en la población CNA-11 se observa una amplia variabilidad genética entre las familias. En la medida en que el proceso de selección y

recombinación de las familias superiores vaya ocurriendo, la varianza genotípica va disminuyendo (Geraldi y Souza Jr., 2000), y como consecuencia, va reduciendo la heredabilidad.

El coeficiente de variación genético (CV_g) y el índice de variación "b" son también indicativos de la posibilidad de obtener ganancias por selección. Los valores más altos del CV_g fueron para los caracteres REND (29,8%), STESP (16,6%), GRPAN (13,7%), MCHGL (16,1%) y CBGR (15,0%) (Cuadro 10). Rodrigues *et al.* (1998) encontraron valores similares de CV_g para los caracteres rendimiento de grano (20,5%), Piricularia en la hoja (11,7%), altura de planta (13,2%),

Cuadro 11. Correlaciones fenotípicas, ambientales y genotípicas entre rendimiento de grano y demás variables evaluadas.

Carácter	Correlación		
	Fenotípica	Ambiental	Genotípica
Altura de planta (ALT)	-0,536*	0,080 ^{ns}	-0,587**
Ciclo de la emergencia a 80 % de la floración (FLR80)	-0,275**	-0,177*	-0,281**
Esterilidad de espiguillas (STESP)	-0,591**	-0,157 ^{ns}	-0,693**
Número de granos por panícula (GRPAN)	0,613**	0,134 ^{ns}	0,760**
Manchado de grano (MCHGL)	-0,029 ^{ns}	-0,093 ^{ns}	-0,021 ^{ns}
Peso de 1000 granos (MMGR)	0,024 ^{ns}	0,055 ^{ns}	0,021 ^{ns}
Rendimiento de grano entero (GRINT)	0,232**	0,022 ^{ns}	0,263**
Largo del grano (CMPGR)	-0,036 ^{ns}	0,001 ^{ns}	-0,040 ^{ns}
Índice de centro blanco en los granos (CBGR)	0,091 ^{ns}	0,005 ^{ns}	0,101 ^{ns}

$t_{(0,01;139)} = 0,217$; $t_{(0,05;139)} = 0,165$.

número de espiguillas por panícula (11,1%) y porcentaje de granos llenos (9,3%). Los valores elevados de los CV_g's indican que la población evaluada presenta alta variabilidad genética y que existe la posibilidad de obtener ganancias significativas para los caracteres citados por medio de la selección de las mejores plantas S_{0,1}, basado en la evaluación de las familias S_{0,2}.

El índice de variación "b" cuantifica la proporción de la variabilidad genética en relación con la ambiental (Vencovsky, 1987) y los valores iguales o mayores que la unidad indican una situación favorable para la selección. En este trabajo los valores de "b" fueron superiores a la unidad para REND (1,7), ALT (1,3) y FLR80 (1,8). Asociando las informaciones de los CV_g's y de los valores de "b" se puede inferir que todos los caracteres evaluados, excepto MMGR y GRINT, presentan posibilidades de progreso genético expresivo a través de la selección. Sin embargo, considerando los valores de h², que también fueron altos para MMGR y GRINT, se puede concluir que todos los caracteres pueden mejorarse en la población CNA-11.

El rendimiento de grano es uno de los caracteres más importantes en cualquier programa de mejoramiento de plantas y, por lo tanto, el estudio de las correlaciones con otros

caracteres puede ser útil en el proceso de selección (Cuadro 11).

Las variables MCHGL, MMGR, CMPGR y CBGR no presentaron correlaciones significativas con el REND y, por lo tanto, no se incluyen en los métodos de selección que se discuten más adelante en este capítulo. La ALT, FLR80, STESP, GRPAN y GRINT mostraron correlaciones fenotípicas y genotípicas significativas con el REND, siendo las tres primeras negativas y las dos últimas positivas (Cuadro 11). Esto significa que las familias con mayor rendimiento de grano poseen plantas con menor altura, menor ciclo, menos esterilidad de espiguillas, mayor número de granos por panícula y mayor rendimiento de grano entero después del beneficio. Estos resultados están de acuerdo con los de Rangel y Zimmerman (1998) y Rodrigues *et al.* (1998). En los tres trabajos mencionados las correlaciones genotípicas fueron siempre negativas entre el rendimiento de grano y los caracteres altura de planta y ciclo de la emergencia a 80% de la floración.

Con base en los resultados del Cuadro 11 y con la posibilidad de realizar selección indirecta para REND, las mejores alternativas serían la selección a través de ALT, STESP y GRPAN, que presentarían las correlaciones genotípicas más

altas. Se debe considerar aún que STESP y GRPAN también están altamente correlacionadas ($r_g = -0,754^{**}$, datos no presentados), considerando que dentro de una misma panícula, en la medida que los valores para una característica aumentan, para la otra disminuyen. De esa manera, el fitomejorador podrá elegir entre esos dos caracteres (STESP y GRPAN), debiendo utilizar solamente uno como criterio de selección, tanto por razones de practicidad como por fundamentos estadísticos.

Para la estimativa de las ganancias por selección se consideraron solamente las variables que presentaron correlaciones genotípicas significativas con REND, que fueron ALT, FLR80, STESP, GRPAN y GRINT.

La ganancia estimada para REND con la selección directa de las 10 mejores familias para este carácter fue de 404 g/parcela (65,7% en relación con la media original) (Cuadro 12). En este caso, la media de las 10 familias seleccionadas, que fue de 1043 g/parcela, es similar a la media de los testigos (1054 g/parcela). Eso muestra que ya en el primer ciclo de selección se obtuvieron familias con potencial productivo similar al de los cultivares testigos o hasta superior, como en el caso de la mejor familia que produjo 1289 g/parcela. De manera indirecta hubo ganancias para los

demás caracteres, acumulando una ganancia total de 106,6%. Las variables que tuvieron sus medias reducidas fueron ALT (-8,2 cm), STESP (-5,3 puntos percentuales) y FLR80 (-2,5 días), mientras que GRPAN (7,2 granos/panícula) y GRINT (0,7 punto percentual) tuvieron sus medias incrementadas (Cuadro 12).

El mismo comportamiento se observó cuando se seleccionaron las 50 mejores familias, pero con la consecuente reducción en la ganancia total para 54,5%. Las direcciones de los cambios en las medias de los caracteres como resultado del proceso selectivo están perfectamente de acuerdo con el deseado por los fitomejoradores de arroz, considerando que se buscan plantas con mayor rendimiento de grano entero, y menor altura de planta, ciclo de la emergencia a 80% de la floración y esterilidad de espiguillas.

Unos de los criterios para la selección de plantas tolerantes al frío ha sido la selección con base en la menor esterilidad de espiguillas, considerando que es un carácter que se visualiza con facilidad en el campo y que presenta correlación con este estrés abiótico (Yoshida, 1981). En el programa de selección recurrente para tolerancia al frío de la “Embrapa Arroz e Feijão” (Rangel *et al.*, 2000), la selección de plantas fértiles dentro de la población base, cultivada en

Cuadro 12. Estimativa de las ganancias esperadas por la selección directa en el rendimiento de grano y esterilidad de espiguillas, e indirecta en los demás caracteres, expresadas en valor (Gs) y en porcentaje de la media (Gs %), referentes a los caracteres rendimiento de grano (REND; g/parcela), altura de planta (ALT; cm), ciclo de la emergencia a 80% de la floración (FLR80; días), esterilidad de espiguillas (STESP; %), número de granos por panícula (GRPAN) y rendimiento de grano entero (GRINT; %), empleando dos intensidades de selección ($i = 7,14\%$ y $i = 35,7\%$).

Característica	Selección directa para REND		Selección directa para STESP	
	Gs	Gs %	Gs	Gs %
Selección de 10 familias ($i = 7,14\%$)				
REND	403,9	65,7	212,3	34,6
ALT	-8,2	-9,6	-4,4	-5,2
STESP	-5,3	-13,7	-9,0	-23,3
FLR80	-2,5	-3,0	0,14	-0,16
GRPAN	7,2	13,4	6,3	11,7
GRINT	0,7	1,2	-0,02	-0,03
Ganancia total	427,8	106,6	232,2	75,0
ES ¹ _(REND)	-	(100)	-	52,7
ES ² _(Ganancia total)	-	(100)	-	70,4
Selección de 50 familias ($i = 35,7\%$)				
REND	186,2	30,3	109,6	17,8
ALT	-3,8	-4,5	-3,3	-3,9
STESP	-3,4	-8,9	-5,4	-14,0
FLR80	-1,8	-2,1	-1,8	-2,2
GRPAN	4,1	7,7	4,4	8,3
GRINT	0,5	1,0	0,6	1,0
Ganancia total	199,8	54,5	125,1	47,2
ES ¹ _(REND)	-	(100)	-	58,8
ES ² _(Ganancia total)	-	(100)	-	86,6

1. Eficiencia de la selección para el carácter REND comparado con el Gs (%) obtenido con la selección directa para REND.
2. Eficiencia de la selección para la ganancia total comparado con el Gs total (%) obtenido con la selección directa para REND.

localidades con ocurrencia de frío, se efectúa con base en el criterio de esterilidad de espiguillas. Como la selección se hace en plantas individuales, no es posible medir directamente el rendimiento de grano en ese momento. Ese carácter se cuantifica en la generación de evaluación de las familias $S_{0.2}$. De esta manera se espera que la STESP sea un buen criterio de selección, lo cual se confirmó por la alta correlación genotípica con el rendimiento de grano ($r_g = -0,693^{**}$) (Cuadro 11).

Considerando aspectos como estos, en este trabajo se efectuaron simulaciones de selección directa para STESP, con dos intensidades de selección (7,2% y 35,7%), y se estimaron los efectos indirectos para los otros cinco caracteres en estudio. Se debe anotar que en este caso no hay interés en substituir la selección directa en el REND por la indirecta a través de STESP, pero sí verificar las consecuencias para REND en función del criterio de selección por la STESP y, así, inferir la precisión o la eficiencia de la fase de selección de plantas individuales.

Con la selección de las 10 mejores familias, considerando como criterio la reducción en la STESP, se presentó disminución de 9,0 puntos percentuales en la media de las familias seleccionadas en comparación con la media original (Cuadro 12). De manera indirecta hubo

ganancias genéticas para REND, ALT y GRPAN, pero en menor magnitud que en el caso de la selección directa para REND. Por ejemplo, la propia variable REND mostró ganancia de 212 g/parcela (Cuadro 12), lo que representa solamente 52,7% del obtenido en la situación anterior. También se observó que los cambios en las medias de FLR80 y GRINT fueron insignificantes (0,14 y -0,02, respectivamente).

La reducción en la intensidad de selección para 50 familias causó un sensible mejoramiento en el comportamiento medio de los seis caracteres comparados con la selección directa para REND. El REND de las familias seleccionadas correspondió a 58,8% del REND con la selección directa para este carácter y la ganancia total pasó de 70,4% en la situación anterior a 86,6% en este caso (Cuadro 12).

En este estudio la media de STESP de las familias $S_{0.2}$ fue de 38,8% (Cuadro 10) y la amplitud osciló entre 21,2% y 73,0%. Tres factores, uno ambiental y dos genéticos, contribuyeron a la amplia variabilidad en este carácter.

Como factor ambiental se destaca la influencia del frío en el estadio reproductivo, principalmente en "Santa Vitória do Palmar", donde la media de STESP fue de 6,1 puntos porcentuales mayor que en Cachoeirinha (Cuadro 10). El estadio reproductivo del arroz

ocurrió en febrero y marzo de 2000, donde se presentaron 27 y 39 días con temperaturas mínimas inferiores a 18°C, respectivamente para Cachoeirinha y para "Santa Vitória do Palmar".

Desde el punto de vista genético se debe tener en cuenta la presencia del gen de androesterilidad, que aún está segregando en las familias $S_{0:2}$, en la frecuencia esperada de 0,17, considerando que se seleccionaron plantas "Msms" en la generación $S_{0:0}$. Estas sufrieron una autofecundación y las plantas "msms" se eliminaron en la generación $S_{0:1}$, teniendo en la generación $S_{0:2}$ la siguiente proporción: 0,50 MsMs, 0,33 Msms y 0,17 msms.

El segundo aspecto es la incompatibilidad genética que proporciona el cruzamiento de genotipos de los grupos *indica* y *japonica*, que componen los progenitores de las poblaciones CNA-1 y CNA-11 (Rangel *et al.*, 2000a).

Considerando los aspectos ya relacionados y los datos obtenidos con la selección directa e indirecta para los seis caracteres a través de STESP —que en la intensidad de selección de 50 familias mostró eficiencia de 86,6%— se confirma la viabilidad del uso de este criterio de selección para tolerancia al frío en arroz de riego. La cuestión decisiva para el éxito del programa de

mejoramiento para tolerancia al frío es la regularidad y uniformidad de la ocurrencia de temperaturas bajas, de manera que las plantas seleccionadas tengan atributos genéticos superiores para el carácter y no sean resultantes del escape del estrés del frío en función de las variaciones climáticas.

A pesar de que haya habido ganancia para tolerancia al frío en la población a ser recombinada con base en la información de las mejores familias evaluadas en Cachoeirinha y "Santa Vitória do Palmar", en el año agrícola 1999/2000, y considerando aun que estas familias se derivaron de la selección de plantas que se sometieron a un determinado estrés de frío en "Pelotas" y "Santa Vitória do Palmar", en el año agrícola 1998/1999, no hay datos suficientes para una conclusión definitiva sobre el tema.

Para medir la ganancia genética para tolerancia al frío se sugiere realizar un experimento comparando la población original con la mejorada, utilizando una metodología eficiente de evaluación de la reacción al frío.

En función de los resultados obtenidos se puede concluir que la población CNA-11 presenta alto potencial para fines de mejoramiento, con amplia variabilidad genética en todos los diez caracteres evaluados.

SINTETIZACIÓN Y MEJORAMIENTO DE POBLACIONES SIN EL USO DE LA ANDROESTERILIDAD

El método de hibridación manual del arroz evolucionó mucho a partir de los descubrimientos de Taillebois y Castro (1986), en cuanto que para la producción de semillas híbridas no hay necesidad de utilizar la planta entera sino solamente el tallo principal o la macolla con la panícula obtenida de la planta de origen. Eso posibilita la conducción de progenitores masculinos y femeninos en el campo. En el momento de la hibridación se escogen las mejores macollas, se eliminan sus hojas y se llevan al sitio de hibridación donde deben colocarse en recipientes con agua para luego efectuar la emasculación y la polinización. Las semillas híbridas deben desarrollarse en una localidad protegida que bien puede ser en una casa de vegetación o de malla. La simplicidad del método reduce la mano de obra, incrementa la tasa de éxito y viabiliza la realización de un gran número de cruzamientos en programas de mejoramiento (Castro *et al.*, 1999). La utilización de esa nueva técnica ha permitido realizar la recombinación manual de las poblaciones de selección recurrente.

A partir de 2002 la “Embrapa Arroz e Feijão” incorporó a su

programa de mejoramiento poblacional la población CNA-12, que fue desarrollada sin el uso de la androesterilidad genética, buscando su mejoramiento para la obtención de cultivares con resistencia estable a Piricularia para las regiones tropical y subtropical del Brasil, y que se utiliza como ejemplo en este ítem.

Sintetización de la población CNA-12

Obtención del ciclo 0. La CNA-12 está formada por las fuentes de resistencia a Piricularia Huan-Sen-Goo, CNAi 9020, CNAi 9029, 5287, Oryzica Llanos 4 y Oryzica 1 y por los cultivares/líneas élites Diamante, Javaé, BRS Formoso, Jequitibá, Marajó, BRS Taim, IRGA 417, BRS Chuí, CNA-8502 y CNA-8621.

Se realizaron cruzamientos entre las fuentes de resistencia (progenitor masculino) y las cultivares/líneas élites (progenitor femenino), de manera que cada fuente de resistencia participó en tres combinaciones para un total de 18 cruces. Se realizó un retrocruzamiento en dirección a las cultivares/líneas élites, cuyo objetivo fue reducir la participación de las fuentes de resistencia en las poblaciones. Los Cuadros 13 y 14 muestran respectivamente los cruzamientos y los retrocruzamientos que formaron las 18 poblaciones (P1 hasta P18).

Cuadro 13. Esquema de cruzamientos realizados en la sintetización de la población CNA-12.

Cultivar/ línea (progenitor masculino)	Fuentes de Resistencia a la Piricularia (progenitor masculino)					
	5287	CNAi 9020	Huan-Sen- Goo	CNAi 9029	Oryzica Llanos 4	Oryzica 1
Diamante	X	X	X			
Javaé				X	X	X
BRS Formoso	X					
BRS Taim			X		X	
IRGA 417						X
CNA-8502	X					
Jequitiba		X	X			
CNA-8621				X		
BRS Chuí					X	X
Marajó		X				X

Cuadro 14. Poblaciones formadas con los retrocruzamientos de las cruzas indicadas en el Cuadro 13.

Nº	Población	Nº	Población
P1	Diamante/5287//Diamante	P10	BRS Chuí/Oryzica Llanos 4//BRS Chuí
P2	Diamante/CNAi 9020 //Diamante	P11	BRS Taim/CNAi 9029//BRS Taim
P3	Diamante/Huan-Sen-Goo//Diamante	P12	Jequitibá/CNAi 9020//Jequitibá
P4	Javaé/CNAi 9029//Javaé	P13	BRS Formoso/5287//BRS Formoso
P5	Javaé/Oryzica Llanos 4//Javaé	P14	CNA-8621/CNAi 9029//CNA-8621
P6	Javaé/Oryzica 1//Javaé	P15	BRS Chuí/Oryzica Llanos 4//BRS Chuí
P7	Marajó/CNAi 9020//Marajó	P16	CNA-8502/5287//CNA-8502
P8	Taim/Huan-Sen-Goo//Taim	P17	Marajó/CNAi 9020//Marajó
P9	Marajó/Oryzica 1//Marajó	P18	Marajó/Oryzica 1//Marajó

Obtención de los ciclos 1 a 5. En la recombinación o generación de la población de ciclo 1 se utilizó la propuesta de Bearzoti (1996), citado por Ramalho (1997), ligeramente modificada debido al direccionamiento de los cruzamientos en el ciclo 0, para determinada fuente de resistencia

con una determinada cultivar/línea élite. En ese esquema cada población se cruza siempre con otras dos, de manera que se forma un círculo de cruzamientos, logrando que el ciclo 5 vuelva a ser igual al 1. Ese procedimiento de recombinación tiene algunas ventajas:

- a) La recombinación es dirigida y así la probabilidad de pérdidas de alelos de los progenitores originales es menor.
- b) Existe un menor número de cruzamientos en relación con el dialelo completo o parcial.
- c) La facilidad de identificación de los cruzamientos, pues en cada caso la misma población se cruza solamente con otras dos.

El esquema de formación del ciclo 1 fue: P1 (1x5); P2 (2x6); P3 (3x7); P4 (4x8); P5 (5x9); P6 (6x10); P7 (7x11); P8 (8x12); P9 (9x13); P10 (10x14); P11 (11x15); P12 (12x16); P13 (13x17); P14 (14x18); P15 (15x1); P16 (16x2); P17 (17x3); y P18 (18x4). Los esquemas de la formación de los ciclos 2 y 3 se presentan en los Cuadros 15 y 16.

Para la formación de los ciclos 4 y 5 presentados en los

cuadros anteriores se sigue el mismo principio, de tal manera que al final, en el ciclo 5, la formación sigue la descripción anterior para el ciclo 1, es decir: P1 (1x5); P2 (2x6); P3 (3x7); P4 (4x8); P5 (5x9); P6 (6x10); P7 (7x11); P8 (8x12); P9 (9x13); P10 (10x14); P11 (11x15); P12 (12x16); P13 (13x17); P14 (14x18); P15 (15x1); P16 (16x2); P17 (17x3); y P18 (18x4).

Mejoramiento de las poblaciones

De cada una de las 18 poblaciones (Cuadro 14) y en cada ciclo se van a obtener semillas F_2 . De cada población se inoculan alrededor de 2000 plantas en generación F_2 en condiciones controladas con las razas de Piricularia más comunes en la región para la cual se dirige el programa. Se seleccionan 20

Cuadro 15. Combinaciones que involucran los cruces en cadena que formarán las poblaciones del segundo ciclo de recombinación (ciclo 2).

Población del ciclo 2	Combinaciones entre poblaciones del ciclo 1	Población del ciclo 2	Combinaciones entre poblaciones del ciclo 1
$P_2 1$	(1 x 5)/(9 x 13)	$P_2 10$	(10 x 14)/(18 x 4)
$P_2 2$	(2 x 6)/(10 x 14)	$P_2 11$	(11 x 15)/(1 x 5)
$P_2 3$	(3 x 7)/(11 x 15)	$P_2 12$	(12 x 16)/(2 x 6)
$P_2 4$	(4 x 8)/(12 x 16)	$P_2 13$	(13 x 17)/(3 x 7)
$P_2 5$	(5 x 9)/(13 x 17)	$P_2 14$	(14 x 18)/(4 x 8)
$P_2 6$	(6 x 10)/(14 x 18)	$P_2 15$	(15 x 1)/(5 x 9)
$P_2 7$	(7 x 11)/(15 x 1)	$P_2 16$	(16 x 2)/(6 x 10)
$P_2 8$	(8 x 12)/(16 x 2)	$P_2 17$	(17 x 3)/(7 x 11)
$P_2 9$	(9 x 13)/(17 x 3)	$P_2 18$	(18 x 4)/(8 x 12)

Cuadro 16. Combinaciones que involucran los cruces en cadena que formarán las poblaciones del segundo ciclo de recombinación (ciclo 3).

Población del ciclo 3	Combinaciones entre poblaciones del ciclo 2	Población del ciclo 3	Combinaciones entre poblaciones del ciclo 2
P ₃ 1	1(1 x 5)/(9 x 13)//(2 x 6)/(10 x 14)	P ₃ 10	(10 x 14)/(18 x 4)//(11 x 15)/(1 x 5)
P ₃ 2	(13 x 17)/(3 x 7)//(14 x 18)/(4 x 8)	P ₃ 11	(3 x 7)/(11 x 15)//(4 x 8)/(12 x 16)
P ₃ 3	(6 x 10)/(14 x 18)//(7 x 11)/(15 x 1)	P ₃ 12	(15 x 1)/(5 x 9)//(16 x 2)/(6 x 10)
P ₃ 4	(18 x 4)/(8 x 12)//(1 x 5)/(9 x 13)	P ₃ 13	(8 x 12)/(16 x 2)//(5 x 9)/(13 x 17)
P ₃ 5	(11 x 15)/(1 x 5)//(12 x 16)/(2 x 6)	P ₃ 14	(9 x 13)/(17 x 3)//(10 x 14)/(18 x 4)
P ₃ 6	(4 x 8)/(12 x 16)//(2 x 6)/(10 x 14)	P ₃ 15	(14 x 18)/(4 x 8)//(15 x 1)/(5 x 9)
P ₃ 7	(16 x 2)/(6 x 10)//(13 x 17)/(3 x 7)	P ₃ 16	(7 x 11)/(15 x 1)//(8 x 12)/(16 x 2)
P ₃ 8	(5 x 9)/(13 x 17)//(6 x 10)/(14 x 18)	P ₃ 17	(3 x 7)/(11 x 15)//(9 x 13)/(17 x 3)
P ₃ 9	(17 x 3)/(7 x 11)//(18 x 4)/(8 x 12)	P ₃ 18	(12 x 16)/(2 x 6)//(17 x 3)/(7 x 11)

plantas resistentes por población, en total 360 plantas, que se transplantarán a materos para obtener las semillas F_{2:3}.

En la entre cosecha se realiza la multiplicación de las semillas para componer los ensayos de evaluación de familias F_{2:4}, los cuales se llevarán a cabo en la cosecha en varias localidades dentro de la región. El delineamiento experimental será el de Bloques Aumentados de Federer (Federer, 1956) donde se evaluarán las 360 familias más cuatro testigos. En estos experimentos se dará énfasis a las evaluaciones para resistencia a Piricularia bajo condiciones de "Cámara de Ou", calidad de granos y rendimiento de grano, además de otras características de interés económico. Con base en los análisis conjuntos de los

datos de los ensayos, dentro de cada población se seleccionarán cinco (5) familias para un total de 90 familias, que se intercruzarán para formar el ciclo subsiguiente. Con esos procedimientos cada ciclo de selección se completa en tres años.

El esquema de mejoramiento adoptado permite que en cualquier momento se pueda introducir una nueva fuente de resistencia a Piricularia y/o una línea élite en los ciclos de intercruzamiento. Esto hace que el sistema sea bastante dinámico.

Obtención de líneas

Simultáneamente al mejoramiento de la población se inicia el proceso de obtención de líneas.

En los ensayos de evaluación de familias F_{2:4} se seleccionarán las 36 (10%)

mejores familias con base en los datos medios de los ensayos realizados en las diferentes localidades. Las familias $F_{2:5}$ se sembrarán en la entre cosecha para selección de plantas individuales. Las líneas $F_{5:6}$ obtenidas participarán de los Ensayos de Rendimiento en Red Nacional. Con ello en solamente tres años el programa cuenta con nuevas líneas para evaluación.

OBTENCIÓN DE CULTIVARES A TRAVÉS DE LA SELECCIÓN RECURRENTE

Uno de los principales indicadores de la eficiencia de un programa de mejoramiento son los cultivares liberados para siembra comercial. Así, se puede inferir que el programa de mejoramiento poblacional, a través de la selección recurrente, conducido en Brasil es eficiente. En sólo 12 años de existencia logró para el cultivo en el estado de Santa Catarina la SCSBRS 113-TioTaka, primer cultivar de arroz de riego liberado para siembra comercial en Brasil, originaria de línea derivada de una población que se está mejorando mediante selección recurrente.

Santa Catarina es el tercer estado mayor productor de arroz y el segundo de arroz de riego de Brasil con un área sembrada de cerca de 130 mil hectáreas y una producción de aproximadamente 934 mil toneladas en el ciclo 2001/02 (CONAB, 2002). En este estado predominan pequeños

agricultores que cultivan en promedio seis hectáreas con un rendimiento medio de 6,5 t/ha, siendo frecuente un rendimiento de hasta 13 t/ha.

Origen del cultivar SCSBRS 113-TioTaka

El cultivar SCSBRS 113-TioTaka es originario de la población de selección recurrente CNA-IRAT 4. Esta población se sintetizó del intercruzamiento de 10 variedades/líneas del grupo *Índica*. Para ello se utilizaron nueve variedades como progenitores masculinos en cruzamiento con la IR36 (msms), que fue la fuente de androesterilidad genética. Se cruzaron individuos F_1 como progenitores masculinos con las variedades para tener los nueve citoplasmas representados en la población. Las semillas F_2 de las plantas heterocigotas se mezclaron formando la población CNA-IRAT 4/0/0. Esta población sufrió tres recombinaciones originando la población CNA-IRAT 4/0/3 (Rangel y Neves, 1997).

El proceso de mejoramiento poblacional se inició con la selección visual y la obtención de 100 familias $S_{0:1}$, de las cuales se cosecharon 15 y se seleccionaron 10 plantas/familia. Las plantas seleccionadas se intercruzaron, originando la población CNA-IRAT 4/1/1 de la cual se seleccionaron 164 plantas

$S_{0:1}$ precoces y 164 de ciclo medio que se avanzaron a $S_{0:2}$. En el año agrícola 1992/93 estas familias se evaluaron en Goiás, Tocantins, Paraná, “Rio Grande do Sul” (dos localidades) y Santa Catarina. Considerando los datos promedios, principalmente de rendimiento de grano, se seleccionaron en los ensayos conducidos en el estado del “Rio Grande do Sul” y Santa Catarina las 50 mejores familias precoces y de ciclo medio. Esas familias se recombinaron en la entre cosecha en el “Campo Experimental do Formoso do Araguaia”, constituyendo respectivamente, las poblaciones CNA-IRAT 4P/2/1 (ciclo corto) y CNA-IRAT 4M/2/1 (ciclo medio). Las familias seleccionadas se incorporaron también al programa de extracción de líneas de la “Embrapa Arroz e Feijão”, y de esta familia 75 fueron sometidas a dos nuevos ciclos de selección de plantas. Así se obtuvieron varias líneas entre las cuales, después de la evaluación para diversas características agronómicas, se destacó la CNA-8644 que pasó a integrar la Red Nacional de Evaluación de Líneas de Arroz Riego (RENA).

Obtención del cultivar SCSBRS 113-TioTaka

El esquema de obtención de la SCSBRS 113-TioTaka se presenta en la Figura 1. Las etapas que se siguieron fueron las siguientes:

Generación S_0 . Selección de plantas fértiles en la población CNA-IRAT 4M/2/1, en el “Campo Experimental da Fazenda Palmital”, Goiás, en el año agrícola 1991/92.

Generación $S_{0:1}$. Avance de las familias $S_{0:1}$ a $S_{0:2}$ en el Campo Experimental do Formoso do Araguaia, Tocantins, en la entrecosecha de 1992.

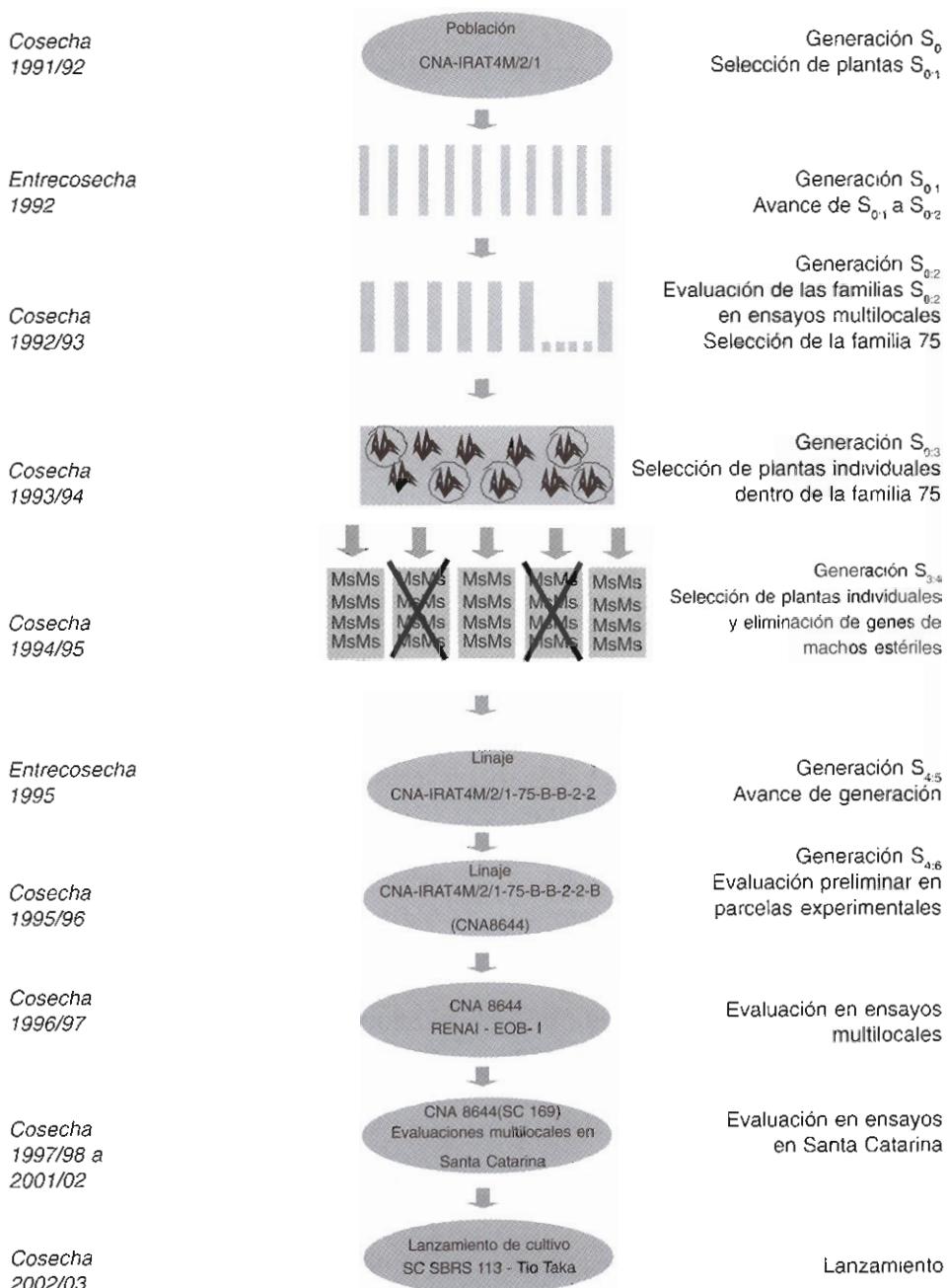
Generación $S_{0:2}$. En el año agrícola 1992/93 se evaluaron 164 familias $S_{0:2}$ precoces y de ciclo medio, en ensayos con delineamiento experimental de látice triple 10x10 y 8x8 en dos localidades del estado del “Rio Grande do Sul” y en una localidad en el estado de Santa Catarina. Considerando principalmente el rendimiento medio de granos en las tres localidades se seleccionó la familia número 75 que presentaba ciclo medio.

Generación $S_{0:3}$. En el año agrícola 1993/94, utilizando el método genealógico, se inició la selección de plantas individuales en el “Campo Experimental da Fazenda Palmital”, Goiás, dentro de la familia número 75.

Generación $S_{3:4}$. Nueva selección de plantas individuales y eliminación del gen de androesterilidad, en el Campo Experimental da Fazenda Palmital, Goiás en el año agrícola 1994/95.

Generación $S_{4:5}$. La línea CNA-IRAT 4M/2/1-75-B-B-2-2, en la generación $S_{4:5}$, se avanzó a la

Figura 1. Esquema utilizado en la obtención del cultivar SCSBRS 113-Tio Taka.



generación S_{4,6'}, (CNA-IRAT 4M/2/1-75-B-B-2-2-B) en la entrecosecha de 1995 en el "Campo Experimental do Formoso do Araguaia", Tocantins, con el objetivo de acelerar la homocigosis e incrementar la cantidad de semillas para la realización de las primeras evaluaciones fenotípicas.

Generación S_{4,6'}. En el año agrícola 1995/96 la línea CNA-IRAT 4M/2/1-75-B-B-2-2-B, se denominó CNA-8644 y se evaluó de manera preliminar en parcelas experimentales en el "Campo Experimental da Fazenda Palmital", Goiás para rendimiento de grano, resistencia a las enfermedades y calidad industrial y culinaria de los granos.

RENAI. La línea CNA-8644 quedó a disposición de otras instituciones de investigación del Brasil para evaluación en red a través del Ensayo de Observación de Arroz de Riego (EOB-I), en el año agrícola 1996/97; presentó un comportamiento superior en el estado de Santa Catarina, y fue seleccionada para continuar en los experimentos más avanzados.

Evaluación en el estado de Santa Catarina. En el año agrícola 1997/98 la CNA-8644, denominada SC 169 en el estado de Santa Catarina, se evaluó preliminarmente con otras 43 líneas entre las cuales se destacó por su elevado rendimiento de

grano, resistencia a Piricularia y tolerancia a la toxicidad de hierro, y se promocionó al experimento avanzado.

En 1998/99 se evaluó en el ensayo avanzado de rendimiento, junto con otros 15 genotipos. Este experimento tiene como objetivo evaluar todos los caracteres agronómicos de interés económico y en especial la resistencia al volcamiento, que es la principal característica que debe tener una variedad para adecuarse al sistema de cultivo pre-germinado predominante en el estado de Santa Catarina. Las semillas pre-germinadas de las líneas se sembraron en lámina de agua de 15 a 20 cm, condición de irrigación que se mantuvo hasta la maduración con el objetivo de incrementar la presión de selección para resistencia al volcamiento. Este experimento se llevó a cabo en tres localidades del estado y nuevamente la CNA-8644 fue seleccionada por su comportamiento superior.

De 1999/2000 a 2001/02 la CNA-8644 se evaluó en los ensayos regionales de Santa Catarina que tienen como principal objetivo definir las líneas que serán lanzadas como nuevos cultivares de arroz de riego para el estado. El ensayo se constituyó de nueve genotipos: ocho líneas (SC 162, SC 13, SC 164, SC 165, SC 167, SC 168, SC 169 y SC 170) y un testigo (Epagri 108), y se condujo

en el sistema de cultivo pre-germinado, en seis localidades (Itajaí, Joinville, Massaranduba, Pouso Redondo, Tubarão y Turvo) durante tres años agrícolas. El delineamiento experimental utilizado fue completamente al azar con tres repeticiones representadas por los años de evaluación. La parcela tenía un área total de 60 m². Se colectaron datos de rendimiento de grano en kg/ha (PROD), volcamiento (ACA), altura de planta (ALT), ciclo de la siembra a la cosecha, rendimiento de grano entero (INT) y quebrados (QUEB), contenido de amilosa (TA), temperatura de gelatinización (TG), tolerancia a la toxicidad de hierro (Tox.Fe) y resistencia a la Piricularia en la hoja.

En el Cuadro 17, que muestra los datos colectados en los ensayos, se observa que el cultivar SCSBRS 1-TioTaka fue el más productivo con 8561 kg/ha, en la media de los 18 ambientes. También presentó resistencia al volcamiento, posee una altura de planta alrededor de 100 cm y un ciclo de la emergencia a cosecha de 141 días, que se considera largo. En las evaluaciones de las características industriales de los granos, la SCSBRS 1-TioTaka mostró un rendimiento de grano entero de 63% que se considera muy bueno, es adecuada al proceso de parboilización y apariencia vítreo del grano pulido

y parboilizado. En las pruebas de cocción los granos se presentaron sueltos, macizos y con aroma normal.

CONSIDERACIONES FINALES

En 12 años de existencia el programa de mejoramiento poblacional a través de selección recurrente de Brasil, empieza a producir los primeros resultados finales con el lanzamiento del cultivar SCSBRS 113-TioTaka. Cabe resaltar que varias líneas originarias de ese programa están en fase final de evaluación para lanzamiento como cultivar en varias localidades del Brasil. Además, en este tiempo se ha acumulado una gran cantidad de conocimiento técnico científico, aumentando la eficiencia del uso del método en el mejoramiento del arroz de riego.

La selección recurrente busca el incremento continuo de las frecuencias de los genes favorables en una población a través de sucesivos ciclos de selección, constituyéndose en uno de los métodos de mejoramiento técnicamente mejor elaborados. El fitomejorador al implantar un programa de esa naturaleza debe considerar que los resultados serán a medio y largo plazo, y que siempre que las poblaciones sean bien conducidas, el programa tendrá un constante flujo de líneas éliticas genéticamente divergentes.

Cuadro 17. Datos de rendimiento medio de granos (PROD), volcamiento (ACA), altura de planta (ALT), ciclo, rendimiento de grano entero (INT) y quebrado (QUEB), contenido de amilosa (TA), temperatura de gelatinización (TG), tolerancia a toxicidad de hierro (Tox.Fe) y resistencia a la Piricularia de las líneas evaluadas en los ensayos regionales conducidos en seis localidades en el estado de Santa Catarina en los años agrícolas 1999/00 a 2001/02.

Línea	PROD ¹ (kg/ha)	ACA ²	ALT (cm)	Ciclo (días)	INT (%)	QUEB (%)	TA ³ (%)	TG ⁴	Tox.Fe ⁵	Piricularia ⁶
Tio Taka	8.561 a	R	95-110	141	62,9	8,3	28 (A)	A	MS (5-6)	MR
SC 170	8.194 ab	R	95-110	137	65,4	5,7	29 (A)	A	S (7)	S
Epagri 108	8.044 abc	R	99-112	137	69,3	3,1	29 (A)	A	MR (5)	S
SC 165	7.705 bcd	R	102-114	137	58,7	10,5	27 (I)	A	MR (4)	S
SC 167	7.628 bcd	R	106-117	148	65,3	6,0	30 (A)	A	MR (4)	R
SC 162	7.439 cd	R	105-120	141	52,8	15,2	27 (I)	A	R (3)	R
SC 164	7.294 d	R	107-121	148	59,4	12,1	28 (A)	A	R (3)	S
SC 163	7.267 d	R	110-118	141	55,7	15,0	26 (I)	A	R (3)	MR
SC 168	7.083 d	R	96-112	141	61,8	7,6	29 (A)	A	R (3)	R
Media	7.691									
CV %	12,7									

1. Medidas seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre sí por el test de Duncan a 5% de probabilidad. Media de seis localidades (Turvo, Itajaí, Joinville, Massaranduba, Pouso Redondo y Tubarão) y tres años agrícolas (1999/00, 2000/01 y 2001/02).

2. R = resistente.

3. A = alta; I = intermedia.

4. A = alta.

5. R = resistente (0-3); MR = medio resistente (4-5); MS = medio susceptible (5-6); S = susceptible (7-9).

6. R = resistente; MR = medio resistente; S = susceptible.

Uno de los principales avances obtenidos por el programa fue la incorporación de la población CNA-12, sintetizada sin el uso de la androesterilidad genética, y que busca la obtención de cultivares con resistencia estable a Piricularia para las regiones tropical y subtropical de Brasil. Con esta población se espera aún evaluar la eficiencia de la recombinación manual con el gen de androesterilidad. El monitoreo de la variabilidad genética por medio de marcadores moleculares microsatélites será también objeto de estudio en los próximos años. Con este análisis será posible estimar el número y frecuencia de alelos en la población. Si se comprueba que comparado con la variabilidad inicial encontrada en los progenitores, hay una reducción en la variabilidad alélica, se pueden incrementar nuevos progenitores en las etapas de recombinación. Esto con la finalidad de preservar la variabilidad, una condición esencial para obtener nuevas combinaciones alélicas para proceder a la selección genética. Partiendo del supuesto de que los alelos prevalentes sean los más adaptados, y de que es posible determinar cuáles fueron los progenitores donantes de estos alelos, se pueden considerar estos progenitores como importantes fuentes de alelos con alto valor adaptativo e incluirlos en nuevas poblaciones.

REFERENCIAS

- Allard, R. W. 1988. Genetic changes associated with the evolution of adaptedness in cultivated plants and their wild progenitors. *Journal of Heredity* 79:225-238.
- Altman, D. W. y Busch, R. W. 1984. Random intermating before selection in spring wheat. *Crop Sci.* 24:1085-1089.
- Bos, I. 1977. More arguments against intermating F_2 plants of a self-fertilizing crop. *Euphytica* 26:33-46.
- Breseghello, F.; Rangel, P. H. N.; y Morais, O. P. de. 1999. Ganho de produtividade pelo melhoramento genético do arroz irrigado no Nordeste do Brasil. *Pesq. Agropec. Bras.* 34(3):399-407.
- Breseghello, F.; Morais, O. P. de; y Rangel, P. H. N. 1998. A new method to estimate genetic gain in annual crops. *Genetics and Molecular Biology* 21 (4):551-555.
- Cabezas-Santacruz, J. D. 1995. Análisis de la variabilidad genética entre líneas de arroz (*Oryza sativa L.*) derivadas de la población CNA-IRAT 2, em diferentes ciclos de recombinación. Universidad Nacional de Colombia, (Monografía de Grado), Facultad de Ciencias Agropecuarias de Palmira, Colombia. 63 p.
- Cardoso, A. A. Y Vieira, C. 1976. Comportamento de duas misturas de seis variedades de feijão (*Phaseolus vulgaris L.*). *Revista Ceres* 23:142-149.

- Castro, E. M. de; Bresegello, F.; Rangel, P. H. N.; y Morais, O. P. de. 1999. Melhoramento do arroz. En: Borém, A (ed.). Melhoramento de espécies cultivadas. Universidade Federal de Viçosa (UFV), Viçosa, Brasil. p. 95-130.
- CONAB. Acompanhamento da safra 2001/02: quinto levantamento. 2002. www.conab.gov.br
- Cordeiro, A. C. C.; Soares, A. A.; Ramalho, M. A. P.; y Rangel, P. H. N. 2002. Effect of the number of intercrosses on grain yield in basic rice synthetic populations. *Euphytica* (sometido).
- Cordeiro, A. C. C. 2001. Número de intercruzamentos na eficiência da seleção recorrente na cultura do arroz. Universidade Federal de Lavras (UFLA), Lavras, Brasil. 149 p.
- Cruz, C. D. y Regazzi, A. J. 1997. Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético. Universidade Federal de Viçosa (UFV), Viçosa, Brasil. 390 p.
- Dunnett, C. W. 1964. A new table for multiplecomparisons with control. *Biometrics* 20(3):482-491.
- Dunnett, C. W. 1955. A multiple comparison procedure for comparing several treatments with control. *Journal of the American Statistical Association* 50:(272):1096-1121.
- Falconer, D. S. 1978. Introdução à genética quantitativa. Universidade Federal de Viçosa (UFV), Viçosa, Brasil. 279 p.
- Fehr, W.R., 1987. Principles of cultivar development: Theory and technique. MacMillan, New York, USA. 252 p.
- Ferreira, M. E.; Penteado, M. I. de O.; Brondani, C.; Beló, A; Ferreira, M. A; y Rangel, P. H. N. 2000. Caracterización y uso de Marcadores RAPD y Microsatélites (SSR) em el Monitoreo del Programa de Mejoramiento Poblacional en Arroz. En: Guimarães, E. P. (ed.). Avances en el mejoramiento poblacional en arroz. Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, Brasil. p 38-62.
- Fujimaki, H. 1979. Recurrent selection by using genetic male sterility for rice improvement. *JARQ* 13:153-156.
- Federer, W. T. 1956. Augmented (or hoonuiaku) designs. *Hawaian Planter's Record* 55:191-208.
- Geraldi, I. O y Souza Jr., C. L. 2000. Muestreo genético para programas de mejoramiento poblacional. En: Guimarães, E. P. (ed.). Avances en el mejoramiento poblacional en arroz. Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, Brasil. p. 9-19.
- Guimarães, E. P. y Fehr, W. R. 1989. Alternative strategies of recurrent selection for seed yield of soybean. *Euphytica* 40(1/2):111-119.
- Hoffmam, R. y Vieira, S. 1987. Análise de regressão; uma introdução à econometria. São Paulo, Hucitec. 329 p.
- Hull, F. H. 1945. Recurrent selection for specific combining ability in corn. *Journal of the American Society of Agronomy* 37(2):134-45.
- Hanson, W. D. 1959. The breakup of initial linkage blocks under selected mating systems. *Genetics* 44:857-868.

- Knapp, S. J.; Stroup, W. W.; y Ross, W. M. 1985. Exact confidence intervals for heritability on a progeny means basis. *Crop Sci.* 25(1):192-194.
- Lamkey, K. R.; Schnicker, B. J.; y Melchinger, A. E. 1995. Epistasis in the elite maize hybrid and choice of generation for inbred line development. *Crop Sci.* 35:1272-1281.
- Lópes, S.I.G. 2002. Availação dos parâmetros genéticos da população de arroz irrigado CNA 11 e da divergência genética entre os genitores. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Tese de Doutorado, Faculdade de Agronomia, Porto Alegre, Brasil. 101 p.
- Marin-Garavito, J. M. 1994. Efecto do número de ciclos de recombinación en la variabilidad de poblaciones de arroz (*Oryza sativa L.*). Universidad Nacional de Colombia. Tesis BSc, Facultad de Ciências Agropecuárias de Palmira, Palmira, Colombia. 50 p.
- Meredith Jr., W. R. y Bridge, R. R. 1971. Breakup of linkage blocks in cotton, *Gossypium hirsutum L.* *Crop Sci.* 11:695-698.
- Morais, O. P. de; Zimmermann, F. J. P.; y Rangel, P. H. N. 2000. Evaluación de ganancias observadas en selección recurrente. En: Guimarães, E. P. (ed.). *Avances en el mejoramiento poblacional en arroz*. Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, Brasil. p. 21-35.
- Morais, O. P. de 1997. Tamaño efectivo de la población. En: Guimarães, E. P. (ed.). *Selección Recurrente en Arroz*. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 25-44.
- Morais, O. P.; Silva, J. C.; Cruz, C. D.; Regazzi, A. J.; y Neves, P. C. F. 1997. Estimação de parâmetros genéticos da população de arroz irrigado CNA-IRAT 4/0/3. *Pesq. Agropec. Bras.* 32:421-433.
- Morais, O. P. 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 Ph.D., Universidade Federal de Viçosa (UFV), Viçosa, Brasil. 251 p.
- Ospina, Y.; Borrero J.; Guimarães E. P.; y Châtel M. 1997. Ciclos de intercruzamiento y variabilidad genética em poblaciones de arroz. En: Guimarães, E. P. (ed.). *Selección recurrente en arroz*. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 45-53.
- 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.
- Ramalho, M. A. P.; Santos, J. B. dos; y Zimmermann, M. J. 1993. Genética quantitativa em plantas autógamas: aplicações ao melhoramento do feijoeiro. Goiânia: UFG. 271 p.

- Rangel, P. H. N.; Moraes, O. P. y Zimmermann, F. J. P. 2002. Grain yield gains in three recurrent selection cycles in the CNA-IRAT 4 irrigated rice population. *Crop Breeding and Applied Biotechnology* 2(3): 369-374.
- Rangel, P. H. N.; Zimmermann, F. J. P.; y Fagundes, P. R. R. 2000a. Mejoramiento poblacional del arroz de riego en Brasil. En: Guimarães, E. P. (ed.). *Avances en el mejoramiento poblacional en arroz*. Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, Brasil. p. 65-85.
- Rangel, P. H. N.; Pereira, J. A.; Moraes, O. P. de; Guimarães, E. P.; y Yokokura, T. 2000b. Ganhos para produtividade de grãos pelo melhoramento genético do arroz (*Oryza sativa L.*) irrigado no meio norte do Brasil. *Pesq. Agropec. Bras.* 35(18):1595-1604.
- Rangel, P. H. N.; Zimmermann, F. J. P.; y Neves, P. C. F. 1998. Estimativas de parâmetros genéticos e resposta à seleção nas populações de arroz irrigado CNA-IRAT 4PR e CNA-IRAT 4ME. *Pesq. Agropec. Bras.* 33(6): 905-912.
- Rangel, P. H. N. y Zimmermann, F. J. P. 1998. Ganhos de produtividade de grãos no melhoramento populacional do arroz de várzea. En: Reunião Nacional de Pesquisa de Arroz, 6., 1998, Goiânia. Perspectivas para a cultura do arroz nos ecossistemas de várzeas e terras altas. Goiânia: EMBRAPA-CNPAF. (EMBRAPA-CNPAF. Documentos, 85). p. 174-176.
- Rangel, P. H. N. y Neves, P. C. F. 1997. Selección recurrente aplicada al arroz de riego en Brasil. En: Guimarães, E. P. (ed.). *Selección recurrente en arroz*. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 79-97.
- Rodriguez, R. E. S.; Rangel P. H. N.; y Moraes, O. P. de. 1998. Estimativas de parâmetros genéticos e de respostas à seleção na população de arroz irrigado CNA 1. *Pesq. Agropec. Bras.* 33:685-691.
- Santos, P. G. 2000. Escolha de populações segregantes para o programa de seleção de arroz em terras altas. Tesis Ph.D., Universidade Federal de Lavras (UFLA), Lavras, Brasil. 106 p.
- Santos, P. G.; Soares, P. C.; Soares, A. A.; Moraes, O. P. de; y Cornélio, V. M. de O. 1999. Avaliação do progresso genético do obtido em 22 anos no melhoramento do arroz irrigado em Minas Gerais. *Pesq. Agropec. Bras.* 34(10):1889-1896.
- Santos, P. G. 1996. Estimativas de parâmetros genéticos e fenotípicos em populações segregantes de arroz irrigado por inundação. Tesis Ph.D., Universidade Federal de Lavras (UFLA), Lavras, Brasil. 72 p.
- Sas Institute Inc. 1985. *SAS User's Guide: Statistics Version 5*. NC, Cary. 956p.
- Scheffé, H. 1959. *The analysis of variance*. J. Wiley and Sons. New York. 477 p.

- Singh, S. P.; Terán, H.; Muñoz, C. G.; y Takegami, J. C. 1999. Two cycles of recurrent selection for seed yield in common bean. *Crop Sci.* 39:391-397.
- Singh, R. J. e Ikehashi, H. 1981. Monogenic male-sterility in rice: induction, identification and inheritance. *Crop Sci.* 21(2): 286-289.
- Taillebois, J. y Castro, E. da M. de. 1986. A new crossing technique. *Rice Research Newsletter* 11(6):6.
- Uphoff, M. D.; Fehr, W. R.; y Cianzio, S. R. 1997. Genetic gain for soybean seed yield by three recurrent selection methods. *Crop Sci.* 37:1155-1158.
- Vencovsky, R. 1987. Herança quantitativa. En: Paterniani, E. y Viégas, G. P. (eds.). *Melhoramento e produção do milho*. Fundação Cargill, Campinas, Brasil. p. 137- 214.
- Wricke, G. y Weber, W. E. 1986. Quantitative genetics and selection in plant breeding. Wallter de Gruyter, Berlin. 406 p.
- Yoshida, S. 1981. Fundamentals of rice crop science. International Rice Research Institute (IRRI), Los Baños, Philippines. p. 65-110.
- Zimmermann, F. J. P. 1997. Estadística aplicada a la selección ecurrente. En: Guimarães, E. P. (ed.). *Selección recurrente en arroz*. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 67-75.

CAPÍTULO 10



Avances en el Programa de Mejoramiento Poblacional a través de la Selección Recurrente en Venezuela

Carlos Eduardo Gamboa

Carlos Eduardo Gamboa¹

Eduardo José Graterol¹

Ramiro de la Cruz¹

Yorman Jayaro¹

1. Investigadores de la Fundación para la Investigación Agrícola Danac.

Apdo. Postal 182. San Felipe, estado Yaracuy, Venezuela.

Correo electrónico: cgamboa@danac.org.ve

Contenido

- Resumen
- Abstract
- Introducción
- Mejoramiento poblacional
- Mejoramiento de la PFD-2
- Mejoramiento de la PFD-1
- Población PFD-1 (BE)
- Población PCT-16
- Población PCTFD-20
- Desarrollo de líneas
- Consideraciones finales
- Referencias

RESUMEN

La Fundación para la Investigación Agrícola Danac (FD), el Instituto Nacional de Investigación Agrícola (INIA) y la Fundación Nacional del Arroz (FUNDARROZ) liberaron diversas variedades de arroz para Venezuela recientemente. A pesar de ello, aún siguen presentes algunas limitantes que las técnicas tradicionales de mejoramiento no han resuelto. El objetivo de este capítulo es mostrar los avances logrados dando énfasis al manejo de las poblaciones PFD-1 y PFD-2 y al proceso de obtención de líneas segregantes de éstas. No obstante que los resultados de la PFD-1 indican que ésta presenta variabilidad para el desarrollo de líneas con buen potencial de rendimiento de grano y resistencia a Piricularia, se podrían dedicar esfuerzos para disminuir yeso y centro blanco y mejorar su calidad molinera. La PFD-2 aún se encuentra en sus etapas iniciales del proceso de mejoramiento y poco se puede decir sobre su potencial. Con base en la evaluación de las familias $S_{0.2}$ de la PFD-1 se creó una nueva población de base genética estrecha: la PFD-1 (BE). La FD después de extraer líneas de la PCT-16 decidió iniciar el proceso de mejoramiento poblacional de la misma. La PFD-1 presenta un limitado potencial para la característica grosor de los tallos y por ello se decidió crear la PCTFD-20\0\0\0. Se introdujeron en la PFD-1 seis líneas del cruce BG90-2/*O. rufipogon*. Al mismo tiempo que se realizaba el mejoramiento poblacional se derivaban líneas para el programa de desarrollo de variedades. Esta etapa se considera como una oportunidad para conocer el potencial de las poblaciones como fuente de variedades y progenitores potenciales. Con base en estos resultados iniciales el mejoramiento poblacional se considera como una alternativa promisoria para el portafolio de estrategia de la FD.

ADVANCES IN THE VENEZUELAN RECURRENT SELECTION PROGRAMME FOR POPULATION IMPROVEMENT IN RICE ABSTRACT

The Foundation for Agricultural Research—Danac (FD), the National Institute of Agricultural Research (INIA) and the National Rice Foundation (FUNDARROZ) recently launched several rice varieties for Venezuela. However, the varieties show limitations that traditional breeding techniques could not resolve. This chapter aims to show the progress made in the management of rice populations PFD-1 and PFD-2, and how their segregating lines were obtained from them. Results from PFD-1 indicate that sufficient variability exists to develop lines with good potential for grain yield and blast resistance. However, efforts must be directed towards reducing chalkiness and white belly in the grain, and improving milling quality. PFD-2 is still in the initial stages of improvement, and not much can be said of its potential. Based on evaluations of the $S_{0.2}$ families of PFD-1, a new and genetically narrow population has been created: PFD-1 (BE). PFD-1 has had stem thickness. Having had extracted lines from PCT-16, Danac decided to create the new population PCTFD-20\0\0\0. Six lines from the cross B90-2/*O. rufipogon* were introduced into PFD-1. Simultaneously, lines were derived for variety development. This stage, however, was regarded as exploratory, to learn of the populations' potential as sources for varieties and parental materials. Preliminary results suggest that population improvement is a promising alternative for Danac's strategy portfolio.

INTRODUCCIÓN

La Fundación para la Investigación Agrícola Danac (FD) liberó en el año 2001 la variedad D-Primera, y en el 2002 la D-Sativa (Comunicaciones 290 y 434 del Servicio Nacional de Semillas, emitidas en julio del 2001 y septiembre del 2002, respectivamente). A su turno otras organizaciones como el Instituto Nacional de Investigación Agrícola (INIA) y la Fundación Nacional del Arroz (FUNDARROZ), liberaron también nuevas variedades que irrumpieron en casi 10 años sin nuevas alternativas para los agricultores venezolanos. Los nuevos materiales de ensayos experimentales de rendimiento de grano, de acuerdo con los datos de los informes del Servicio Nacional de Semillas (SENASEM), rindieron alrededor de 5% más que las antiguas variedades. Esto quiere decir que los programas de mejoramiento genético generaron materiales que produjeron ganancias de alrededor de 0,5% al año.

El desarrollo de cultivares de arroz en América Latina, a través de la utilización de los métodos convencionales de mejoramiento, ha producido resultados significativos similares o superiores a los observados en Venezuela. Sin embargo, varios trabajos recientes han indicado que los progresos genéticos han

disminuido, que la base genética de los nuevos cultivares se ha estrechado y que probablemente se ha alcanzado un techo de rendimiento Cuevas-Pérez *et al.* (1992). Como consecuencia, la productividad promedio de la región ha estado estancada durante varios años aunque muchos programas de mejoramiento genético están trabajando para incrementar los rendimientos de grano de los nuevos materiales.

Todo programa necesita contar con una gama de métodos que permita alcanzar el objetivo planteado como la liberación de cultivares no sólo con altos rendimientos de grano en campo, sino también de alta calidad en el molino, buena calidad culinaria y resistencia a las enfermedades.

En Venezuela, como parece ocurrir en la mayoría de los países productores de arroz, se está alcanzando el límite de rendimiento antes mencionado, incluso con los cultivares recién liberados. El manejo de recursos genéticos a través de la creación de poblaciones de amplia base genética, y el uso de una metodología de mejoramiento que acumule genes favorables de manera continua es una alternativa para contrarrestar estos limitantes. Además, la estrategia implementada ha permitido una mayor integración de las actividades ejecutadas por los diferentes programas de mejoramiento existentes en el

país, integración que se ha consolidado con la ejecución conjunta de proyectos cofinanciados por el Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación (FONACIT).

Entre los métodos disponibles, el mejoramiento poblacional mediante la selección recurrente es el que cumple con estos dos aspectos. Partiendo de esta premisa la FD inició sus actividades en mejoramiento poblacional por selección recurrente con la introducción de seis poblaciones y un acervo genético segregado por un gen recesivo de androesterilidad (Graterol, 2000). Este germoplasma se introdujo a partir de los trabajos colaborativos que se llevan a cabo con el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia, y el "Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement-Département des cultures annuelles" (CIRAD-CA).

La conducción de este germoplasma en las condiciones de riego en Calabozo, Venezuela, permitió seleccionar las poblaciones PCT-6 y PCT-7 como base genética adaptada y fuente de la androesterilidad genética para formar las poblaciones PFD-1 y PFD-2. Estas dos poblaciones se crearon para mejorarlas para la estación de cultivo de las lluvias y del verano, respectivamente. Además, a medida que los ciclos

de recurrencia avancen se espera obtener líneas de estas poblaciones que podrán ser útiles como progenitores con base genética amplia y diferente a la utilizada por el programa de la FD e incluso, como posibles fuentes de variedades comerciales.

El objetivo de este capítulo es mostrar los avances realizados enfatizando el manejo de las poblaciones PFD-1 y PFD-2 sometidas al proceso de selección recurrente y, el proceso de obtención de líneas segregantes de éstas buscando romper el techo de rendimiento de grano observado en el país.

MEJORAMIENTO POBLACIONAL

El proyecto arroz de la FD aplica el mejoramiento poblacional con la expectativa de generar nuevas y mejores poblaciones que se utilizarán como fuente de variabilidad para el desarrollo de líneas. Esta actividad se realiza de manera paralela con las actividades de mejoramiento por medio de los métodos de pedigree, masal y otros.

Para facilitar la presentación primero se planteará la estrategia general utilizada para manejar poblaciones, y a continuación se discutirá el manejo utilizado para mejorar la PFD-2 y luego la PFD-1.

Los trabajos de mejoramiento poblacional de la FD se basan en ciclos de

selección recurrente con evaluación y selección de familias $S_{0.2}$. La estrategia requiere la conducción de trabajos en dos tipos de ambientes:

- Fuera del área productora de arroz para el avance de la generación $S_{0.1}$ a la $S_{0.2}$ y también para las recombinaciones entre ciclos de selección.
- En las regiones productoras de arroz, es decir en sitios para los cuales se están generando las poblaciones.

Las generaciones S_0 y $S_{0.2}$ se conducen en estos sitios y se seleccionan plantas y líneas, respectivamente. Para el primer tipo de ambiente se está utilizando la sede de la FD en San Javier, Estado Yaracuy, y para el segundo, áreas experimentales en Calabozo, estado Guárico, y en Acarigua, estado Portuguesa.

Para facilitar la distribución de las actividades y mejorar poblaciones para las dos estaciones de siembra existentes en el país, se generó la PFD-1 con germoplasma más adaptado al invierno y la PFD-2 con uno adaptado al verano. La existencia de poblaciones creadas para condiciones distintas requiere que las evaluaciones sean programadas. De esta manera las generaciones en las cuales se hacen las evaluaciones y selecciones en la PFD-1 (S_0 y $S_{0.2}$) siempre se siembran en invierno. Para la

PFD-2 se utiliza la misma estrategia pero con las siembras de las S_0 y $S_{0.2}$ en verano.

El trabajo es responsabilidad de la FD pero las líneas $S_{0.2}$ las evalúan y seleccionan de forma compartida la Fundación y el INIA, contando en algunas oportunidades con la participación de profesores de alguna Universidad, como la Central de Venezuela, en Maracay. Estas actividades han permitido incrementar y mejorar la integración entre las diferentes instituciones nacionales que trabajan con el tema del mejoramiento genético en Venezuela.

MEJORAMIENTO DE LA PFD-2

Esta población descrita por Graterol (2000) se generó con base en la introducción de cuatro líneas avanzadas en el germoplasma de la PCT-7 y, se creó para las condiciones de verano, época en que los problemas son la fuerte presencia del insecto Sogata (*Tagosodes orizicolus* Muir) —transmisor de la enfermedad Virus de la Hoja Blanca (VHB)— y el limitado potencial de rendimiento de grano de las variedades actualmente en cultivo.

La PFD-2 se evaluó por primera vez en el verano 1999/2000 (Cuadro 1), cuando se sembraron y transplantaron 6000 plantas S_0 (ciclo 0) en Calabozo. Al momento de la maduración

fisiológica, alrededor de los 120 días después de la siembra (dds), se seleccionaron 271 plantas fértiles por sus características fenotípicas. Los criterios utilizados fueron: buen macollamiento, longitud de grano medio —requerido por la industria local—, altura de planta intermedia, buena excresión de las panículas y ciclo de crecimiento de mediano a corto. También se observó, bajo presión natural, su comportamiento frente al VHB y al daño mecánico de la Sogata.

Con el objetivo de avanzar de la generación $S_{0.1}$ a la $S_{0.2}$, en el invierno del 2000, se sembraron como familias las 271 plantas seleccionadas en la generación S_0 . Durante esa etapa se observó que más del 60% de las familias presentaban problemas de altura de planta, esto es por encima de los patrones establecidos como deseables. Este comportamiento llevó a la decisión de seleccionar las familias más bajas para la recombinación. En el verano 2000/01, en San Javier se sembró con las semillas $S_{0.1}$, remanentes, una mezcla de las familias seleccionadas. En esa etapa antes de la floración, se eliminaron las plantas más altas y se recombinaron las restantes.

Como el mejoramiento de la PFD-2 está previsto como una alternativa para generar materiales para el ciclo de verano, y dado que el siguiente

ciclo de siembra fue el de invierno, se decidió efectuar una nueva recombinación durante el invierno del 2001. En esa ocasión se sembraron 6000 plantas y al momento de la floración se eliminaron aquellas cuya altura superaba el promedio de la población y se dejaron para recombinación. En resumen, se obtuvo una población que se sometió inicialmente a dos selecciones para altura de planta (S_0 y $S_{0.1}$), luego a una recombinación, y que después pasó por otro ciclo de selección (S_0) y recombinación (Cuadro 1).

El primer ciclo de selección recurrente con base en familias $S_{0.2}$ comenzó en el verano del 2001/02. En Calabozo se establecieron por transplante cerca de 6000 plantas de la población básica (S_0 del ciclo 0) utilizando la misma metodología ya mencionada. La selección visual de las mejores plantas se realizó a los 120 dds cuando se escogieron 478 plantas fértiles. Los criterios también fueron similares a los mencionados antes, es decir buen macollamiento, longitud de grano medio, altura de planta intermedia, buena excresión de las panículas y ciclo de mediano a corto. También se consideró el comportamiento frente al VHB y al daño mecánico.

Siguiendo la metodología propuesta por Graterol (2000) se avanzaron las 478 plantas de la generación $S_{0.1}$ a la $S_{0.2}$ en el

invierno 2002. En esa etapa, que no es de selección, se eliminaron 28 familias porque presentaban graves problemas de acame, susceptibilidad a Piricularia, Helmintosporiosis y Sarocladium. Para el ciclo del verano del 2002/03 se evaluarán en dos localidades (Acarigua y Calabozo) las 450 familias $S_{0:2}$ y se seleccionarán las mejores familias para la recombinación que se hará en el invierno del 2003.

MEJORAMIENTO DE LA PFD-1

Para desarrollar materiales más adaptados a las condiciones del cultivo de invierno, la FD decidió crear la población PFD-1 basada en la introducción de cinco líneas avanzadas a la PCT-6 (Graterol, 2000). El objetivo fue producir germoplasma con resistencia a las principales enfermedades presentes en ese periodo del año, además de mantener los patrones de calidad molinera y culinaria requeridos por la industria, y los de productividad exigidos por los agricultores.

El material básico (S_0 del ciclo 0) se sembró en Calabozo en el período de las lluvias del año 1999, cuando se establecieron por transplante 6000 plantas. En la maduración, que ocurrió alrededor de los 120 dds, se seleccionaron 306 plantas S_0 fértiles. Los criterios para la selección de las plantas

fueron: buen macollamiento, longitud de grano medio, altura de planta intermedia, tallos fuertes con ángulo de inclinación de intermedio a bajo, buena excresión de las panículas y ciclo de mediano a corto. Se seleccionaron sólo las plantas que no presentaron reacción de susceptibilidad a Piricularia en el cuello de la panícula, a Hemintosporiosis, Sarocladium y Manchado de grano.

Durante el ciclo de verano 1999/2000, en San Javier, se realizó el avance de las 306 familias de la $S_{0:1}$ a la $S_{0:2}$, mediante siembra por transplante. De las 306 $S_{0:1}$ se descartaron 75 por presentar plantas altas, ciclo largo, arquitectura muy abierta y tallos débiles. Esto es que se mantuvieron y cosecharon semillas de 231 familias $S_{0:2}$ para ser evaluadas en el siguiente ciclo. Al momento de la cosecha en cada una de las familias $S_{0:2}$ se hizo un masal con seis plantas fértiles seleccionadas por su fenotipo.

La evaluación de las 231 $S_{0:2}$ se realizó en cuatro localidades, tres para evaluar rendimiento de grano y calidad molinera y una para determinar su comportamiento frente a Piricularia. Para la evaluación de rendimiento de grano se estableció un ensayo en Acarigua y dos en Calabozo. El del primer sitio se ubicó en la estación experimental del INIA-Araure y

Cuadro 1. Estrategia de manejo de las poblaciones que están siendo mejoradas por la Fundación para la Investigación Agrícola Damac.

Población	I-1999 ¹	V-2000 ¹	I-2000	V-2001	I-2001	V-2002	I-2002	V-2003	I-2003
PFD-1 ²	6000 S_0	306 $S_{0,1}$	231 $S_{0,2}$	70 $S_{0,2}$ Recombinación	8000 S_0	670 $S_{0,1}$	$S_{0,2}$ 288	Recombinación	S_0
PFD-1 (BE)	-	-	-	5 $S_{0,2}$ Recombinación	3000 S_0	210 $S_{0,1}$	-	$S_{0,2}$ (210)	$S_{0,3}$
PFD-2 ²	-	6000 S_0	271 $S_{0,1}$ (sel. familias)	S_0 (sel. plantas) y Recombinación	S_0 (sel. plantas) y Recombinación	6000 S_0	478 $S_{0,1}$	450 $S_{0,2}$ Recombinación	
PCT-16 ³	-	-	3000 S_0	3000 S_0	3000 S_0	-	3000 S_0	$S_{0,1}$	$S_{0,2}$
PCTFD-20	-	-	-	-	-	-	-	CIAT (Rec 1)	CIAT (Rec 2)

1. I = Invierno y V = Verano.
2. Población bajo mejoramiento poblacional.
3. Poblacional para extracción de líneas.

los del segundo, en la Parcela 182 del Sistema de Riego Río Guarico y en la estación experimental del INIA-Calabozo. Las evaluaciones de reacción a Piricularia se realizaron en la estación experimental del INIA-Barinas donde la presión del patógeno es elevada comparada con los demás sitios de evaluación.

Para los ensayos de Acarigua y Calabozo el diseño experimental utilizado fue el de bloques aumentados de Federer (BAF) con los testigos locales Cimarrón, Fonaiap 1, Fundarroz PN-1 y Palmar. Para la evaluación de resistencia a Piricularia se utilizó la escala recomendada por el CIAT (CIAT, 1996).

Una vez realizado el análisis de los testigos y la comparación en cada bloque por localidad se seleccionó el 30% de las familias evaluadas, es decir 70 familias. En el Cuadro 2, que muestra los resultados de algunas de las

familias seleccionadas, se observa que varias líneas seleccionadas por rendimiento de grano presentan valores de yeso + centro blanco superiores a los estándares establecidos por la industria (máximo de 17 puntos porcentuales). Por ello se planificó desde ese momento seleccionar un mayor número de plantas S₀ del ciclo 1 y evaluar el centro blanco de las mismas para aumentar la probabilidad de seleccionar y avanzar sólo las plantas con buen comportamiento para esta variable.

A pesar que algunas de las familias que más rindieron presentaron valores entre 4 y 6, las restantes seleccionadas presentaron una reacción tipo 1 para Piricularia en la hoja. Eso indica que existen genes de resistencia en la población y que se podría progresar cuando se enfatice más en esa característica.

En el Cuadro 2 se observa que el tratamiento No. 18 de

Cuadro 2. Resultados de rendimiento, calidad molinera y resistencia a Piricularia de algunas de las familias seleccionadas para recombinar.

Tratamiento (No.)	Rendimiento (kg/ha)	Yeso + Centro blanco	Piricularia en la hoja
18	7000,8	60,0	1
67	5634,5	32,5	1
85	5201,7	17,5	1
130	4993,7	13,9	4
177	5407,8	49,7	1
206	5358,8	16,9	4

elevado rendimiento de grano, presenta limitantes con respecto a sus valores de yeso + centro blanco. Para evitar que la población mejorada esté sesgada sólo a la característica rendimiento de grano, se seleccionaron líneas como la 130 que aporta los genes deseados para yeso + centro blanco o la línea No. 85 que aporta resistencia a Piricularia en la hoja.

Para completar el primer ciclo de selección recurrente para la población PFD-1 es necesario recombinar las familias seleccionadas y crear la población mejorada del ciclo 1 (C1). En el verano del 2000/01 se recombinaron las 70 familias $S_{0:2}$ seleccionadas en el semestre anterior. Para ello con las semillas remanentes de la generación $S_{0:1}$, se efectuó una mezcla física de tres gramos de semilla de cada una de las 70 familias seleccionadas. La siembra se realizó por transplante en San Javier, donde se establecieron tres fechas de siembra para que coincidieran las fechas de floración y así propiciar el cruzamiento entre las plantas precoces y tardías. El número de total de plantas sembradas fue de 6000 de las cuales 841 resultaron androestériles, es decir 14%.

Como se observó en la evaluación de la $S_{0:2}$ la población no presentó un buen nivel para la característica de yeso + centro blanco. Por esto, se decidió

efectuar cambios en la metodología para explorar mejor la variabilidad disponible en la población PFD-1 y se incrementó el número de plantas seleccionadas en la S_0 y se decidió someterlas a un proceso de evaluación temprana para centro blanco, como ya se anotó.

Para dar continuidad al trabajo de mejoramiento poblacional de las semillas $C1S_0$ se sembraron 2000 y 6000 plantas en el periodo de las lluvias del 2001 en dos localidades, Araure y Calabozo, y se seleccionaron 245 y 425 plantas fértiles en Portuguesa y Guarico, respectivamente. Los criterios de selección fueron los mismos utilizados en el ciclo anterior. Una vez cosechadas las plantas seleccionadas, en la panícula principal de las mismas se evaluó la longitud de la panícula midiendo desde el inicio del raquis hasta la punta de la misma y el peso de la panícula. Además, como ya se mencionó, se evaluó la calidad del grano (centro blanco).

Una vez hechas las evaluaciones en la población PFD-1 en Araure y Calabozo, para la característica centro blanco se obtuvo la distribución que se presenta en la Figura 1. El análisis de los resultados muestra que los valores obtenidos en Araure y Calabozo tienen una distribución normal de Shapiro y Wilk de 0,983 y 0,976, respectivamente (Shapiro y Wilk, 1965). Esto indica que dentro de

la población se puede encontrar un rango amplio de valores de centro blanco que van de 0,2 hasta mayores de 2,5. Asimismo, es importante destacar que el comportamiento es muy similar en las dos localidades lo cual muestra que la característica es estable en esos dos ambientes. Además se encontró hasta un 40% de plantas con valores de centro blanco por debajo del grado 1, lo cual es deseable.

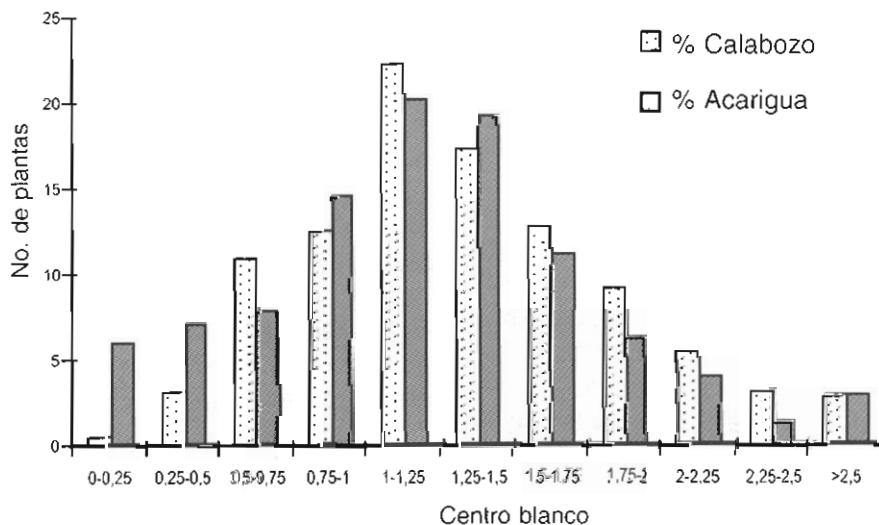
Con base en el reporte sobre India y Estados Unidos de Chang y Somrith (1979) y Lin y Ban (1981), se anota que el carácter centro blanco es monogénico recesivo y por lo tanto, se supone que existe una alta probabilidad de encontrar buenas características de éste en la descendencia de plantas.

Para dar continuidad al proceso de mejoramiento poblacional de las 670 plantas S_0 (semillas $S_{0,1}$) evaluadas, se seleccionaron 288 que presentaron valores de centro blanco por debajo de 1,2. Esos materiales se avanzaron a $S_{0,2}$ siguiendo el cronograma que se presenta en el Cuadro 1.

POBLACIÓN PFD-1 (BE)

Con base en la evaluación efectuada a las familias $S_{0,2}$ de la PFD-1 en el invierno del 2000, se decidió crear una nueva población de base genética más estrecha que la población original (PFD-1 BE). Esta decisión buscaba producir una nueva población que solamente tuviera como representantes las cinco

Figura 1. Distribución de centro blanco en la PFD-1 en Calabozo y Acarigua.



familias de mejor comportamiento en las evaluaciones del año 2000. Esa población se exploraría mediante la selección recurrente pero con la intención de obtener líneas mejoradas de las generaciones segregantes que pudieran incorporarse de manera inmediata al programa convencional de mejoramiento.

El manejo de esta población sufrió algunos cambios en su camino como se observa en el Cuadro 1, debido a replanteamiento de la estrategia de trabajo con las poblaciones que maneja el programa. De la generación S_0 se sembraron en Calabozo 3000 plantas en el invierno del 2001. En esa etapa se seleccionaron 210 plantas S_0 , que se avanzaron de acuerdo con el cronograma del Cuadro 1.

POBLACIÓN PCT-16

Desde el invierno del 2000 esta población se ha utilizado para la extracción de líneas. Dado el potencial mostrado por las líneas seleccionadas, la FD decidió iniciar el proceso de mejoramiento poblacional de la PCT-16. En el invierno del 2002 se sembraron 3000 plantas S_0 , de las cuales se seleccionaron algunas que siguen el cronograma del Cuadro 1.

Como resultado de esa estrategia de desarrollo de líneas de esa población, en la actualidad se evalúa la PCT-16>104-M-5-M-1-1 en

ensayos de líneas élites. Sus resultados son muy alentadores: el porcentaje de grano entero promedio es de 55,6%, los valores de yeso + centro blanco están alrededor de 10,7 y su contenido de amilosa es de 25,9%. Los resultados de rendimiento de grano variaron de 4326 kg/ha en el verano 2001/02, en Araure, a 7875 kg/ha en el invierno 2002, en Calabozo. Los estudios con esa líneas seguirán adelante buscando una posible recomendación como nuevo cultivar.

POBLACIÓN PCTFD-20

Los investigadores que han manejado la PFD-1 mencionan que la población presenta un limitado potencial para la característica grosor de los tallos y que las líneas derivadas de esta población han sufrido volcamiento. Con el objetivo de corregir este problema el CIAT decidió crear una nueva población con base en la PFD-1. Para ello se escogieron seis líneas originarias de cruces entre variedades de la especie *O. sativa* (variedad BG90-2) y accesiones de la especies silvestre *O. rufipogon*.

La composición de la PCTFD-20 (Cuadro 3) se obtuvo de cruces entre las líneas y una muestra de la población, una estrategia similar a la seguida por Borrero *et al.* (2000). La etapa de cruces, iniciada en el 2001, se

empezó con la siembra de la población PFD-1\0\0\2 y siete progenitores:

- CT13941-11-M-25-5-M-M
- CT13946-26-M-5-3-M-M
- CT13958-13-M-26-4-M-M
- CT13956-29-M-29-2-M-M
- CT13959-3-M-10-4-M-M
- CT13976-7-M-14-1-M-M
- CT14938-36-1-M-1

El cruce obtenido con este último progenitor se eliminó cuando se cosechó la

generación F₂. En la floración se escogieron las panículas estériles (seis por cada progenitor) y se polinizaron con el polen de las líneas utilizadas como padres. De cada cruzamiento se obtuvieron 50 semillas en promedio que se sembraron para obtener la generación F₂. Cada planta F₂ se cosechó individualmente dentro de cada cruce, y una vez obtenidas las semillas de los

Cuadro 3. Composición de la población PCTFD-20.

Progenitor	Contribución relativa de los progenitores (%)
CT13941-11-M-25-5-M-M	8,33
CT13946-26-M-5-3-M-M	8,33
CT13958-13-M-26-4-M-M	8,33
CT13956-29-M-29-2-M-M	8,33
CT13959-3-M-10-4-M-M	8,33
CT13976-7-M-14-1-M-M	8,33
PFD-1\0\0\2	50,00

Cuadro 4. Etapas del proceso de creación de la población PCTFD-20.

Actividad	Fecha de siembra
Siembra PFD-1\0\0\2 y de las siete líneas del cruce <i>O. rufipogon</i> /BG90-2	Diciembre 2001
Obtención de las semillas F ₁	Abril 2002
Siembra de las semillas F ₁	Junio 2002
Cosecha de las semillas F ₂	Octubre 2002
Siembra de la población original PCTFD-20\0\0\0	Noviembre 2002
Cosecha de las semillas S ₀ de la PCTFD-20\0\0\0 (primera recombinación)	Marzo 2002
Siembra de las semillas S ₀ de la PCTFD-20\0\0\1 para obtener la segunda recombinación	Abri 2003

seis cruces se mezclaron en iguales cantidades originando la población PCTFD-20\0\0\0. Las etapas del proceso de creación de la nueva población se presentan en el Cuadro 4.

DESARROLLO DE LÍNEAS

Los programas de mejoramiento genético del arroz que cuentan con el manejo de poblaciones como una alternativa adicional a sus estrategias, buscan obtener resultados a mediano plazo y no esperan poder aprovechar las poblaciones desde sus primeras etapas de desarrollo. Sin embargo, no existen reglas que impidan a los fitomejoradores explorar la variabilidad disponible en la población base, y en todas las generaciones segregantes que se originan del proceso de mejoramiento de la misma. Por lo tanto, a continuación se va a reportar la experiencia de derivar y evaluar líneas segregantes extraídas de la PFD-1.

En el ciclo de invierno del 2000 considerando los datos de aceptación fenotípica a la madurez (AFM), se seleccionaron 64 familias $S_{2:3}$, de las 231 $S_{0:2}$ derivadas de la PFD-1, siguiendo el flujo de líneas descrito en el Cuadro 5. Se sembraron en el ciclo de verano del 2000/01 en dos localidades (Araure y Calabozo) donde de acuerdo con los resultados de AFM, se

seleccionaron 46 líneas $S_{3:4}$ que se evaluaron en el ciclo de invierno del 2001. Durante este ciclo se realizó una selección entre y dentro de familias, teniendo en cuenta el rendimiento de grano —para lo cual se utilizó el diseño de BAF— y la AFM. Se seleccionaron nueve familias entre las cuales se escogieron entre 9 y 10 plantas por familia, una estrategia que produjo un total de 93 plantas que conformaron el ensayo de líneas $S_{4:5}$ del ciclo de verano del 2001/02. Como resultado de esta evaluación se seleccionaron dos líneas sobresalientes que se evaluaron en los ensayos preliminares de rendimiento de grano en el ciclo de invierno del 2002. Esta etapa se considera como una oportunidad para conocer el potencial de la población como fuente de variedades y progenitores potenciales.

Sobre este resumen de las etapas seguidas por las líneas $S_{0:2}$ seleccionadas de la PFD-1 en el invierno 2000, es válido resaltar que el proceso es continuo y que se obtuvieron líneas nuevas en las generaciones segregantes siguientes que no se incluyen aquí. En el invierno del 2002, por ejemplo, se escogieron 94 líneas que seguirán etapas similares a éstas aquí reportadas.

Como se observa en el Cuadro 6 las líneas extraídas de la población original aún no presentan potencial de

rendimiento de grano competitivo con los testigos comerciales (sin análisis estadísticos de esos datos). Esta es una característica que puede esperarse, pues la población aun no se ha sometido al proceso de recurrencia con énfasis en esa característica. Sin embargo, el promedio de estas líneas es bastante elevado indicando el

potencial de la población para el futuro del programa de mejoramiento.

Al observar otras características de algunas de las líneas seleccionadas (Cuadro 7) se puede afirmar que también existe potencial para el mejoramiento. Para el rendimiento de molino, por ejemplo, se encontraron varias

Cuadro 5. Flujo de las líneas $S_{0:2}$ seleccionadas en el ciclo de invierno del 2000 para producir líneas fijas a partir de la población PFD-1.

Ciclo	Tipo de ensayo	Línea evaluada (No.)	Observación
Verano 2000/01	Familias $S_{2:3}$	64	-
Invierno 2001	Familias $S_{3:4}$	46	-
Verano 2001/02	Líneas $S_{4:5}$	93	La mayoría de las líneas presentó problemas de Yeso y Centro blanco
Invierno 2002	Preliminar de rendimiento	2	Ambas líneas presentaron problemas de fortaleza de los tallos

Cuadro 6. Rendimiento de grano de las líneas $S_{2:4}$ derivadas de la de la PFD-1 y seleccionadas en Calabozo, estado Guárico, en el invierno 2001.

Parcela (No.)	Material	Rendimiento de grano (kg/ha)
9	FD-1A06	6432,9
21	I-01A24	6087,8
24	I-01A21	6243,3
26	I-01A20	3935,7
28	I-01A25	6000,8
31	I-01A18	3934,7
39	I-01A12	5496,1
44	I-01A19	6252,8
54	I-01A14	6448,8
Promedio de los testigos		8050,3

Líneas con más del 54% de granos enteros y algunos materiales presentan la combinación yeso + centro blanco por debajo de los 17 puntos porcentuales.

Aunque estas líneas presentan limitantes para su liberación como variedad a los agricultores, podrían ser útiles como progenitores en el programa de cruzamientos: además de que pueden aportar algunas características específicas, son originarias de una base genética más amplia que las variedades que en la actualidad se cultivan en el país.

En el Cuadro 8 se incluye un resumen de la participación

de las líneas originarias de las poblaciones en el programa de cruzamientos de la FD. En el verano del 2001/02 ya representaban más del 50% de participación en los cruzamientos, y en el invierno del 2002 alcanzaron el 80%. Estos resultados indican la contribución de esas líneas al proceso de generación de variabilidad.

CONSIDERACIONES FINALES

La experiencia de la FD en el manejo de poblaciones ha permitido abrir nuevas perspectivas a los programas de mejoramiento genético del arroz

Cuadro 7. Líneas S_{4,5} derivadas de la PFD-1 y seleccionadas en la siembra del ciclo verano 2001/02, en Calabozo, estado Guarico.

Parcela No.	Rendimiento (kg/ha)	Granos enteros (%)	Yeso + Centro blanco (%)
11	8797,8	54,38	49,36
19	8706,0	50,00	42,80
22	8944,0	50,00	53,96
27	8717,9	54,38	17,24
73	6878,4	54,38	7,64

Cuadro 8. Porcentaje de participación de líneas provenientes de la PFD-1 en los cruces realizados por la Fundación Danac en el verano de 2001/02 y en el invierno del 2002.

Progenitor	Verano 2001/02 (%)	Invierno 2002 (%)
Masculino en cruces triples	32	-
Masculino en cruces simples	11	70
Femenino en cruces simples	11	10

- del país por diversas razones:
- a) Es una alternativa adicional a las que disponen los fitomejoradores.
 - b) Las poblaciones son nuevas y continuas fuentes de variabilidad genética a disposición del fitomejorador.
 - c) Genera mayor integración entre los diferentes actores del mejoramiento genético del arroz que laboran en el país.
 - d) Es una estrategia de mediano plazo para el desarrollo de variedades.

De acuerdo con los resultados observados durante las etapas de mejoramiento de las poblaciones PFD-1 y PFD-2, en particular de la primera, se puede decir que ésta presenta variabilidad que permite desarrollar líneas con buen potencial de rendimiento de grano y resistencia a Piricularia. Sin embargo, se requieren más esfuerzos para disminuir los valores de las características yeso y centro blanco y mejorar su calidad molinera. Si se alcanzan esos objetivos habrá mayor posibilidad de desarrollar líneas que puedan llegar a ser variedades. La PFD-2 aún se encuentra en las etapas iniciales del proceso de mejoramiento y poco se puede decir sobre su potencial, pero ya se han dedicado esfuerzos a corregir su excesiva altura de planta.

El trabajo con las poblaciones ha permitido

incrementar y diversificar el número de progenitores utilizados en el programa de cruzamientos, uno de los objetivos planteados cuando se inició el uso de esa metodología.

Otro aspecto que cabe resaltar es la ganancia de experiencia en manejar poblaciones segregantes de amplia base genética bajo las condiciones agro ecológicas de Venezuela, un aspecto inexistente antes de que se incorporara esa estrategia al programa de mejoramiento. En general, la generación de variabilidad se concentraba en la ejecución de cruces simples, triples o máximo dobles lo que limitaba el uso de los recursos genéticos disponibles en el país.

La interacción con otras instituciones como la Universidad Central de Venezuela ha permitido incrementar la eficiencia del programa de mejoramiento genético del arroz de la FD.

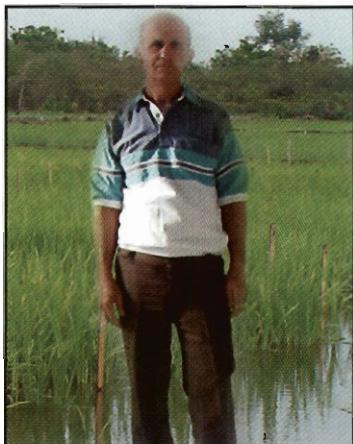
REFERENCIAS

Borrero, J.; Châtel, M; y Triana, M.
2000. Mejoramiento poblacional del arroz irrigado con énfasis en el Virus de la Hoja Blanca. En: Guimarães, E. P. (ed.). Avances en el mejoramiento poblacional en arroz. Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, Brasil. p. 105-118.

Cuevas-Pérez, F. E.; Guimarães, E.

- P.; Berrio, L. E.; y Gonzalez, D. I. 1992. Genetic base of irrigated rice in Latin America and the Caribbean, 1971 to 1989. *Crop Sci.* 32:1054-1059.
- Chang, T. T., y Somrith, B. 1979. Genetic studies on the grain quality of rice. In: Proc. Workshop on chemical aspects of rice grain quality. International Rice Research Institute, Manila, Filipinas. p. 49-58.
- Graterol, M. E. J. 2000. Caracterización de poblaciones e introducción de variabilidad genética para iniciar un programa de mejoramiento poblacional del arroz en Venezuela. En: Guimarães, E. P. (ed.). Avances en el mejoramiento poblacional en arroz. Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, Brasil. p. 87-103.
- IRRI. 1988. Standard evaluation system for rice. 3rd. ed. International Rice Research Institute, Los Baños, Filipinas. 54 p.
- Rangel, P. H. N. 2000. Avances en el mejoramiento poblacional en Arroz. En: Guimarães, E. P. (ed.). Avances en el mejoramiento poblacional en arroz. Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, Brasil. p. 65-85
- Lin, X. S. y Ban, R. D. 1981. The inheritance of the glutinous character in rice and its application in breeding. *Fujian Agric. Sci. Technol.* 4:5-6.
- Shapiro, S. S., y Wilk, M. B. 1965. An analysis of variance test for normality. *Biometrika* 52:591-611.

CAPÍTULO 11



Bases para el Uso del Mejoramiento Poblacional del Arroz en Cuba

René Pérez Polanco

René Pérez Polanco¹

Marc Châtel²

Elcio Perpétuo Guimarães³

1. Investigador de la Estación Experimental del Arroz Sur del Jíbaro, Sancti Spíritus, Cuba.
Correo electrónico: fuentes@suss.co.cu

2. Fitomejorador de arroz del "Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement—Département des cultures annuelles" (CIRAD-CA) en el proyecto arroz CIRAD/CIAT, A. A. 6713, Cali, Colombia.
Correo electrónico: m.chatel@cgiar.org

3. Investigador de "Embrapa Arroz e Feijão", actualmente en la "Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación" (FAO), Senior Officer Cereal/Crops Breeding, Viale delle Terme di Caracalla, 00100 Roma, Italia.
Correo electrónico: elcio.guimaraes@fao.org

Contenido

Resumen

Abstract

Introducción

Caracterización de las nuevas poblaciones

Mantenimiento de poblaciones y conservación de la variabilidad genética

Mejoramiento poblacional a la Piricularia

Mejoramiento Poblacional para bajas temperaturas

¿Cómo se une el mejoramiento poblacional y el método clásico?

Resultados del desarrollo de líneas de las poblaciones

Proyecciones y perspectivas

Referencias

RESUMEN

Las bases para el empleo del mejoramiento poblacional a través de la selección recurrente en arroz en Cuba ya están disponibles. Desde la segunda mitad del año 1996 y hasta el 2001 se ha venido trabajando con las poblaciones introducidas y las creadas en el país. Además se ha realizado el mejoramiento poblacional con base en la selección recurrente fenotípica para resistencia a Piricularia y tolerancia a bajas temperaturas. El objetivo de este trabajo es reportar cómo se construyó esa base, presentar algunos resultados preliminares de las estrategias de mejoramiento poblacional y de desarrollo de líneas, e indicar cuales son las proyecciones y perspectivas del trabajo para el programa de mejoramiento genético del arroz de Cuba.

ESTABLISHING THE USE OF RICE POPULATION IMPROVEMENT IN CUBA

ABSTRACT

The foundation on which the Cuban rice programme could use population improvement through recurrent selection was formed in late 1996. Populations introduced and created in the country have been maintained until now. Moreover, population improvement based on phenotypic recurrent selection for resistance to blast and cold tolerance is also carried out. This chapter reports on how the foundation for recurrent selection was constructed; presents some preliminary results of strategies for population improvement and line development; and indicates the perspectives and future work plans of the Cuban rice genetic improvement programme.

INTRODUCCIÓN

El programa de mejoramiento genético del arroz de Cuba (PMGAC) inició sus trabajos en el área del manejo de poblaciones en la misma época que los demás países de América Latina y el Caribe, es decir, en 1996. Las bases para el establecimiento del programa fueron la capacitación de sus investigadores en la metodología y la introducción y la evaluación de poblaciones disponibles en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. La primera etapa del manejo de estos germoplasmas se realizó con el objetivo de encontrar en las poblaciones genes que contribuyeran al incremento del potencial de rendimiento de grano y, que al mismo tiempo mejoraran la calidad de grano de los materiales trabajados por el programa convencional de mejoramiento genético de Cuba.

Como lo indican Pérez-Polanco *et al.* (2000), del segundo semestre de 1996 al primero del 2000 se introdujeron y estudiaron las poblaciones PCT-4, PCT-7 y GPIRAT-10 y a partir de ellas se desarrollaron las PIACuba-1 y PIACuba-2. La primera es producto de la introducción de 4 variedades cubanas en el acervo genético GPIRAT-10 y para la segunda utilizó la PCT-4 como base para introducirle 5 variedades sembradas en el país.

Todos los estudios realizados hasta el momento han buscado establecer bases sólidas para la exploración de los recursos genéticos del arroz mediante el trabajo de mejoramiento poblacional. Por ello se buscó establecer poblaciones y ganar experiencia para iniciar un proceso rutinario de selección recurrente basado en la evaluación y selección de familias $S_{0:2}$. En las primeras etapas se utilizó la selección recurrente fenotípica basada en plantas S_0 . Lo que se espera al evaluarlas y crearlas con una amplia base genética, es que posean combinaciones de genes favorables y nuevas para varias de las características prioritarias para el PMGAC. Como consecuencia en el futuro próximo los fítomejoradores podrán explorar mejor esos recursos genéticos y obtener recombinantes que combinen dichos caracteres.

Los estudios iniciales buscaron mantener activamente las 3 poblaciones introducidas y conocer sus comportamientos bajo las condiciones cubanas. De esta forma se mantuvieron a través de la siembra y cosecha continua de las plantas androestériles. Se aseguró que de cada generación se cosechará un número mínimo de 200 plantas androestériles —como recomiendan Geraldi y Souza Jr. (2000)— para evitar cambios en las frecuencias génicas de las poblaciones.

La población PIACuba-1 se obtuvo en la época seca del año 1999, y la PIACuba-2 en la época húmeda de ese mismo año, después de conocer el comportamiento de las poblaciones introducidas y de escoger las que tenían mayor potencial para uso en el país. Desde sus formaciones y hasta el año 2001 se han realizado 3 y 2 ciclos de recombinación, PIACuba-1\0\0\3 y PIACuba-2\0\0\2, respectivamente. El procedimiento seguido con ambas poblaciones ha sido similar al planteado en el párrafo anterior para las poblaciones introducidas, es decir, siembra y cosecha de plantas androestériles. El propósito de esta estrategia fue asegurar que se rompieran los bloques de ligamiento y favorecer las recombinaciones génicas, como lo recomendó Hanson (1959).

De manera paralela a ese trabajo de creación y mantenimiento de las poblaciones, los investigadores, capacitados en el mejoramiento genético convencional, aprovecharon la variabilidad genética disponible de cada generación de mantenimiento y seleccionaron plantas S_0 fértiles que se incorporaron al programa convencional de desarrollo de líneas y producción de variedades comerciales.

Este capítulo reporta los resultados obtenidos en los 3

últimos años buscando el establecimiento de las bases para explorar esos recursos genéticos. Se dará énfasis al mejoramiento poblacional a través del manejo de poblaciones de amplia base genética y a la experiencia con el desarrollo de líneas a partir de esas poblaciones.

CARACTERIZACIÓN DE LAS NUEVAS POBLACIONES

Para tener una base sólida para el establecimiento de los trabajos de mejoramiento poblacional, se decidió caracterizar morfológicamente las nuevas poblaciones y compararlas con las originales o introducidas. En el año 2000 se sembraron, en la Estación Experimental del Arroz Sur del Jíbaro, Sancti Spíritus, todas las poblaciones (PCT-4, PCT-7, GPIRAT-10, PIACuba-1 y PIACuba-2) y se hicieron muestreos y evaluaciones en alrededor de 200 plantas de cada población. Las características agronómicas evaluadas fueron: altura de la planta (cm), número de macollas por planta, largo de la panícula (cm), longitud del grano y reacción a las enfermedades, principalmente Piricularia en el cuello de la panícula y Manchado de grano.

En la Figura 1 se observa que las plantas de las nuevas poblaciones presentan una mayor distribución de individuos en las

clases con menores alturas cuando se comparan con las introducidas. Por ejemplo, la PIACuba-2 presenta más del 45% de sus plantas con altura interior a los 70 cm y solamente 1,5% son superiores a los 101 cm. Ese resultado refleja la fuerte influencia de las variedades que se introdujeron en la población PCT-4.

Comentarios similares pueden surgir cuando se comparan las poblaciones PIACuba-1 y la GPIRAT-10.

La característica número de macollas indicó, según se observa en la distribución de los datos presentados en la Figura 2, que la PIACuba-1 y PIACuba-2 se comportaron de manera similar a las poblaciones utilizadas como base para sus

formaciones. Esto es que la PIACuba-1 y la GPIRAT-10 presentaron la mayor parte de sus plantas con macollas entre 3 y 10, y la PIACuba-2 y la PCT-4 concentraron sus números de macollas entre 6 y 10.

El largo de la panícula fue otra de las características utilizadas para caracterizar las poblaciones. En la Figura 3 se puede observar que todas las poblaciones tuvieron un comportamiento similar: la mayoría de las panículas presentaron un tamaño entre 21 y 25 cm.

La PIACuba-1 presentó una mayor frecuencia de granos más largos que la población de donde se originó. Un efecto contrario se observó para la PIACuba-2, sin embargo, todas las poblaciones

Figura 1. Distribución de las frecuencias para la altura de la planta de las poblaciones PCT-4, PCT-7, GPIRAT-10, PIACuba-1 y PIACuba-2 evaluadas en Estación Experimental del Arroz "Sur del Jíbaro", Sancti Spíritus, en el año 2000.

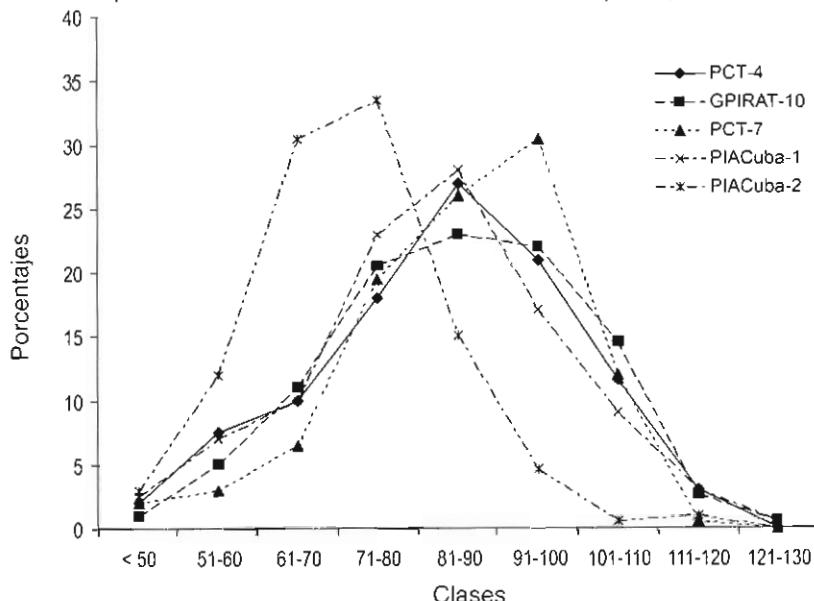


Figura 2. Distribución de las frecuencias para el número de macollas por planta de las poblaciones PCT-4, PCT-7, GPIRAT-10, PIACuba-1 y PIACuba-2 evaluadas en Estación Experimental del Arroz "Sur del Jíbaro", Sancti Spíritus, en el año 2000.

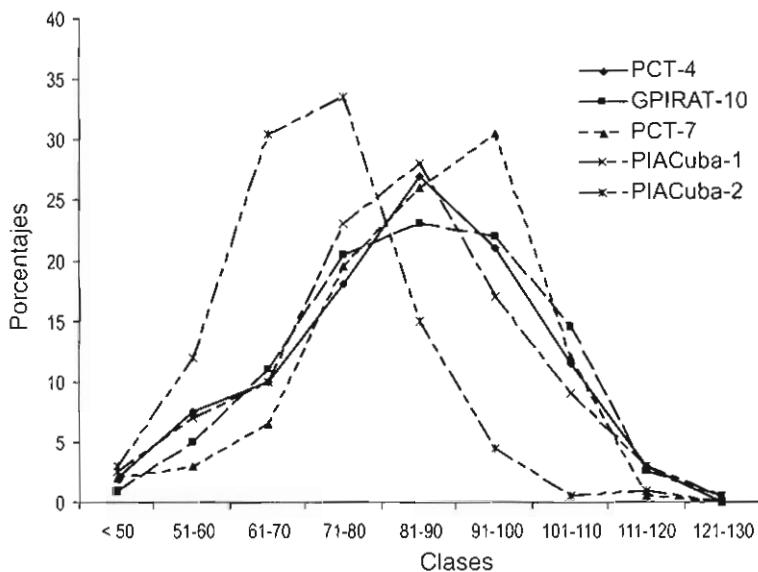


Figura 3. Distribución de las frecuencias para longitud de panícula de las poblaciones PCT-4, PCT-7, GPIRAT-10, PIACuba-1 y PIACuba-2 evaluadas en Estación Experimental del Arroz Sur del Jíbaro, Sancti Spíritus, en el año 2000.

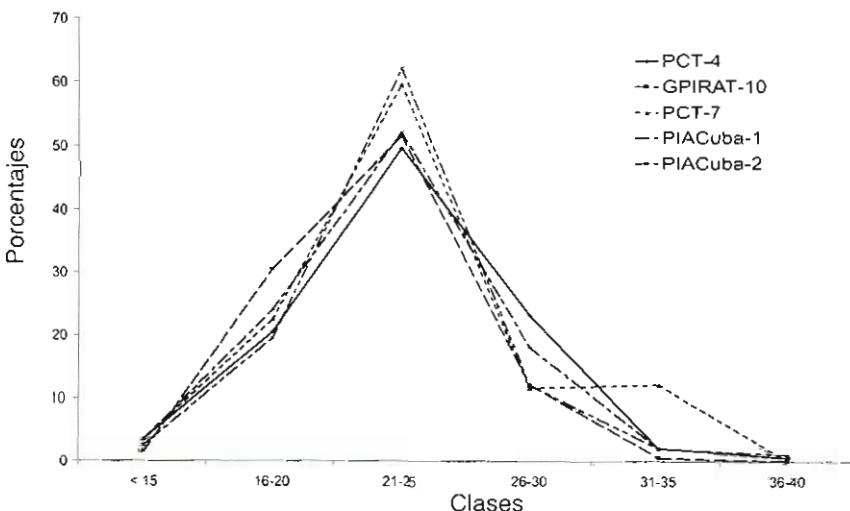
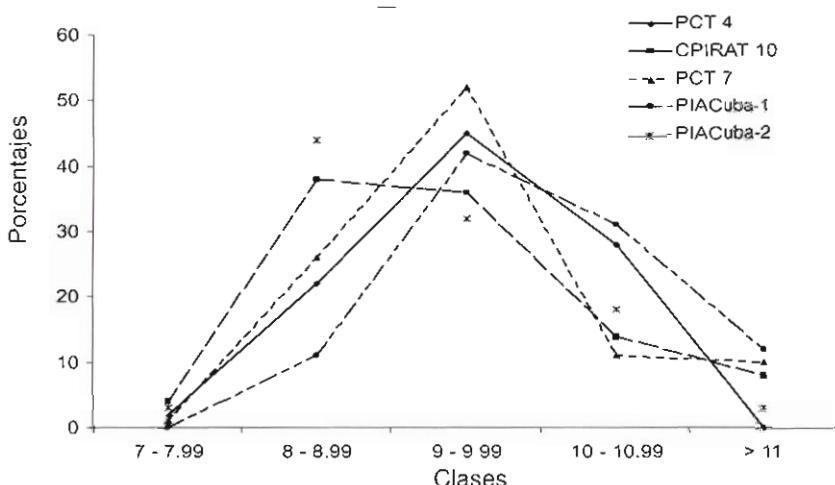


Figura 4. Distribución de las frecuencias para longitud de los granos de las poblaciones PCT-4, PCT-7, GPIRAT-10, PIACuba-1 y PIACuba-2 evaluadas en Estación Experimental del Arroz Sur del Jíbaro, Sancti Spíritus, en el año 2000.



evaluadas presentaron mayor concentración, por encima de los 8,0 mm, tamaño considerado aceptable para el PMGAC (Figura 4).

Para Piricularia en el cuello de la panícula y para Manchado de grano solamente se reportó el porcentaje de plantas resistentes, aunque en el campo no se dio tratamiento especial para garantizar la presencia de tales enfermedades. Esa debe haber sido la principal razón para observar valores por encima de los 70% de resistencia a Piricularia en el cuello de la panícula. Para el Manchado de grano la presión debe haber sido más fuerte, ya que los mayores porcentajes de resistencia estuvieron alrededor de los 42% (Cuadro 1). La población PIACuba-1 fue la que presentó

mayor valor combinado para las 2 enfermedades. Dada la importancia actual que tienen para Cuba esas 2 enfermedades es necesario considerar una estrategia de mejoramiento poblacional que conjugue en una misma población, las fuentes de resistencia tanto a Piricularia en el cuello de la panícula como al Manchado de grano. El uso de un índice de selección, como el que presenta Geraldí en el capítulo 3 de este libro, podría ser una solución a este problema.

Los resultados de la caracterización de las poblaciones indican que existe una amplia variabilidad genética para el trabajo de mejoramiento poblacional para las características evaluadas. Según Ceballos (1996) el éxito de esa

Cuadro 1. Porcentaje de plantas resistentes sólamente a una u otra de las enfermedades, Piricularia en el cuello de la panícula y Manchado de grano, y porcentaje de resistentes a las dos enfermedades en las poblaciones introducidas (PCT-4, GPIRAT-10 y PCT-7) y de las creadas por el PMGAC (PIACuba-1 y PIACuba-2), Estación Experimental del Arroz Sur del Jíbaro, Sancti Spíritus.

Enfermedad	Evaluación de líneas seleccionadas				
	PCT-4	GPIRAT-10	PCT-7	PIACuba-1	PIACuba-2
Piricularia en el cuello	78	71	77	88	79
Manchado de grano	38	42	25	42	22
Piricularia y Manchado	27	32	20	36	19

metodología depende de numerosos factores, uno de ellos, quizás el más obvio, es que exista suficiente variabilidad genética para permitir el progreso en la dirección deseada. Por lo expuesto anteriormente podemos garantizar que las bases están ya establecidas para que el mejoramiento poblacional del arroz en Cuba tenga muchas posibilidades de éxitos.

MANTENIMIENTO DE POBLACIONES Y CONSERVACIÓN DE LA VARIABILIDAD GENÉTICA

Prácticamente la mayor parte de la experiencia cubana hasta el momento ha sido en esa etapa. Uno de los principales cuidados que se deben tener en el mantenimiento de una población es evitar cualquier posibilidad de derivación genética causada por factores ambientales o genéticos que se puedan controlar. Para que ocurra una mezcla adecuada de los genes de todas las plantas de la población es fundamental que

todas florezcan en el mismo período. Para proveer oportunidades de cruzamientos entre plantas precoces y de ciclo más largo, se cortaron sobre el nivel del agua las plantas de algunos de los surcos escogidos, cuando las plantas precoces estaban en el momento del embuchamiento, obligándolas de esta forma a alargar su ciclo a floración. Borrero *et al.* (1997) indican que para crear o mantener poblaciones se deben tener 2 ó 3 fechas de siembra, para garantizar las posibilidades de intercambio de material genético entre plantas de ciclos distintos.

Al inicio del trabajo en Cuba (1996/99) no se sembraron grandes áreas. La idea fue solamente observar la variabilidad de los materiales, antes de tomar cualquier decisión sobre la incorporación de la metodología como una alternativa adicional a la estrategia global del PMGAC. Sin embargo, siempre se cuidó que el número mínimo de plantas recomendado por Geraldí y Souza

Jr. (2000) se mantuviera. A partir del año 2000 se decidió transplantar un área mayor donde se pudiera observar un mínimo de 3000 plantas de cada población.

MEJORAMIENTO POBLACIONAL A LA PIRICULARIA

Dada la prioridad que esta característica tiene para el PMGAC, desde 1998 se está incursionando en el mejoramiento de las poblaciones introducidas a través de la selección recurrente fenotípica masal. Ya se completaron 2 ciclos de selección recurrente para las poblaciones PCT-4 y PCT-7 y para el acervo genético GPIRAT-10, además se continuó el proceso para incluir las poblaciones PIACuba-1 y PIACuba-2, que presentan el tipo de planta que más se adapta a las exigencias del PMGAC. En la actualidad se sigue trabajando con el mejoramiento poblacional buscando la obtención de resistencia a la Piricularia en la hoja y en el cuello de la panícula para esas 3 poblaciones (Pérez-Polanco *et al.* 2000), así como con las incluidas posteriormente (PIACuba-1 y PIACuba-2). A su vez, con la GPIRAT-10 se está enfatizando en el mejoramiento para tolerancia a las bajas temperaturas que ocurren en Cuba durante el ciclo de cultivo de invierno.

El mejoramiento poblacional a Piricularia se realizó de forma masal en ambos sexos, según la

metodología descrita por Pérez-Polanco *et al.* (2000). En la época húmeda se siembra un semillero de la población y se somete a una fuerte incidencia de la enfermedad. De este semillero solo resultarán seleccionados aquellos individuos que muestran resistencia al patógeno. Las plantas seleccionadas se trasplantan en seguida a un área mayor, de manera tal que dichas plantas permanezcan separadas unas de las otras. De esta forma la población, compuesta por plantas sanas (que no presentan síntomas de susceptibilidad en las hojas), y plantas androestériles es polinizada por plantas fértiles de la misma población.

Posteriormente, para la cosecha de las plantas androestériles donde ocurrió la recombinación, solo se seleccionan aquellas que no presentan incidencia de Piricularia en el cuello de la panícula. La cosecha se efectúa de forma masal, pero solamente considerando las plantas androestériles resistentes. Las semillas cosechadas se mezclan para sembrarlas como una población mejorada por un ciclo de selección recurrente en el próximo semestre de cultivo, cuando se efectuará una nueva recombinación entre plantas resistentes. Este proceso se ha repetido durante 3, 2 y 1 oportunidades en las poblaciones PCT-4, PIACuba-1 y PIACuba-2, por lo que hemos mejorado el

porcentaje de resistencia de cada una de ellas. La PCT-4 produce un 40% de sus plantas resistentes a Piricularia, y la PIACuba-1 y PIACuba-2, un 20% y 15% de plantas de su población resistentes a la enfermedad, respectivamente.

Además en el año 2001, para dar continuidad al mejoramiento de las poblaciones a la Piricularia, se utilizaran progenies de plantas fértiles seleccionadas durante el mejoramiento de las diferentes poblaciones para el desarrollo de líneas. Las progenies estudiadas en el año 2000 fueron las resistentes en las camas de infección y las que se encontraban en diferentes generaciones de selección. En las progenies, se seleccionaron plantas fértiles individuales. Una parte de las semillas de cada planta se mezcló, y la mezcla se utilizó para la siembra y obtención de una población mejorada después de una recombinación en plantas androestériles. El resto de las semillas de cada planta individual se continuó estudiando para el desarrollo de líneas por el método de pedigrí. Para continuar el mejoramiento poblacional se seguirá la metodología descrita por Pérez-Polanco *et al.* (2000).

tolerancia a bajas temperaturas que ocurren en el país durante el ciclo de cultivo de invierno —noviembre a marzo— se realizó utilizando la selección recurrente fenotípica (esterilidad de la panícula como medición indirecta de la susceptibilidad al frío). Para eso se tomaron al azar alrededor de 5000 semillas de plantas fértiles del acervo genético GPIRAT-10, que se sembraron en noviembre del año 2000 para garantizar la coincidencia de la floración con el período de mayor incidencia de las bajas temperaturas.

Las plantas fértiles que se evaluaron como resistentes, se cosecharon y sus semillas se mezclaron para volverlas a sembrar y crear la nueva población, en noviembre del año 2001, y hacer la cosecha en las plantas androestériles para obtener la recombinación. Además, resultaron seleccionadas 131 plantas fértiles de buen fenotipo general, que se sembraron como líneas segregantes en la misma época, para continuar a través del método de pedigrí el desarrollo de líneas tolerantes a las bajas temperaturas y otras buenas características agronómicas.

MEJORAMIENTO POBLACIONAL PARA BAJAS TEMPERATURAS

Esta estrategia se está iniciando ahora en el PMGAC. El mejoramiento poblacional para la

¿CÓMO SE UNEN EL MEJORAMIENTO POBLACIONAL Y EL MÉTODO CLÁSICO?

El mejoramiento genético realizado por los programas nacionales, en general tiene un

objetivo mayor que es la obtención de nuevas variedades, independientemente del método que se emplea para lograrlo. Por esa razón es que cuando se utiliza el método de mejoramiento poblacional a través de la selección recurrente se hacen las evaluaciones y selecciones, pensando en aprovechar la variabilidad genética de las poblaciones como fuentes de líneas. La recombinación sirve para generar la nueva y mejorada población. Por ello, toda variabilidad generada se explora y se obtienen líneas segregantes por el método clásico del pedigrí.

El manejo y los criterios de selección de las líneas derivadas de las poblaciones trabajadas a través de la selección recurrente son similares a los utilizados en el método clásico, desde las líneas segregantes hasta los estudios regionales de rendimiento de grano y desarrollo de variedades.

La diferencia entre el manejo de las líneas originarias de los cruces y de las poblaciones es que, en el último caso es necesario eliminar de las líneas segregantes el gen de androesterilidad. Esto se realiza sencillamente, sólo cosechando, ciclo tras ciclo de selección por pedigrí, las plantas fértiles en las descendencias evaluadas y eliminando las líneas que siguen segregando para esa característica.

RESULTADOS DEL DESARROLLO DE LÍNEAS DE LAS POBLACIONES

A partir de las poblaciones estudiadas en cada año se han derivado plantas fértiles para comenzar el estudio de líneas segregantes por el método de pedigrí. Entre 1996 y 1998 sólo se derivaron de las poblaciones un total de 157 plantas; en 1999 ese número se redujo a 98 plantas. A partir de las siembras del año 2000 se decidió explorar más las poblaciones, y en ese año se escogieron 439 plantas y en el año siguiente 487. Durante las 6 siembras de esas 5 poblaciones se obtuvieron 1181 líneas segregantes (Cuadro 2).

Las plantas derivadas en cada año se avanzaron en forma individual por el método de pedigrí y cada una constituyó una familia formada por plantas hermanas. Cada familia se evaluó y se eliminó aquella que presentara características indeseables como mal tipo de plantas, presencia del gen de androesterilidad, incidencia de enfermedades, etc. Dentro de cada familia seleccionada se volvió a realizar una nueva selección de plantas, manteniendo los mismos criterios de selección. Ese proceso de selección es continuo hasta llegar a la obtención de líneas homocigóticas. A través de este proceso hemos estudiado, hasta 1998, un total de 130 líneas; en 1999, 235; en el 2000, 165 ; en el

2001, 584 y en el 2002 se estudian un total de 830 líneas. Las líneas estudiadas en un año constituyen la suma de las líneas derivadas de la población (plantas S₀) y las seleccionadas el año anterior (Cuadro 3).

En el 2002 se encuentran sembradas en la Estación Experimental del Arroz Sur del Jíbaro, Sancti Spíritus, un total de 830 líneas en diferentes generaciones, además de las de los estudios observacionales de rendimiento de grano y una línea en los estudios regionales de variedades. Cabe resaltar que los estudios de rendimiento de grano se realizan a través de la siembra de ensayos en todo el país (Cuadro 4).

Para evaluar la resistencia a Piricularia de cada una de las líneas se empleó la escala estándar de evaluación propuesta por el IRRI (IRRI, 1998). Con base en las evaluaciones en el Cuadro 5 se puede conocer el porcentaje de resistencia de las líneas seleccionadas en el año 2001. Para su estudio en el 2002, dicha reacción se agrupó en valores de la escala de evaluación de 1–4 (resistentes) y de 5–9 (susceptibles). Durante las evaluaciones anteriores, se observó que las generaciones tempranas, en las cuales todavía existe una alta segregación, el porcentaje de líneas resistentes resultó bajo. No ocurre así a partir de la generación S₂, donde

Cuadro 2. Número de líneas originarias del mejoramiento poblacional y avanzadas a través del método de pedigree por el PMGAC entre 1996 y el 2001.

Población	1996/98	1999	2000	2001	Total
PCT-4	60	-	72	203	335
GPIRAT-10	44	-	56	72	172
PCT-7	53	-	80	38	171
PIACuba-1	-	74	118	136	128
PIACuba-2	-	24	113	38	175
Total	157	98	439	487	1181

Cuadro 3. Líneas estudiadas, derivadas y seleccionadas por año de todas las poblaciones manejadas por el programa desde el año 1996.

Línea	Año				
	1996/1998	1999	2000	2001	2002
Derivadas	157	98	439	487	-
Estudiadas	130	235	165	584	830
Seleccionadas	78	67	145	370	-

el porcentaje de resistencia fue mayor del 70%, debido a mayor homocigosis y a que se han venido realizado varias evaluaciones y selecciones para este carácter.

Junto con las líneas procedentes del mejoramiento poblacional por selección recurrente, se evaluó la reacción a Piricularia de 353 líneas desarrolladas por el método convencional de mejoramiento. Estas proceden de 20 cruzamientos realizados por el PMGAC. Tales líneas se encuentran en generación F_4 y F_6 y sin embargo, ninguna de las evaluadas presentaron reacción de resistencia (calificación de

1 al 4); todas tienen valores de susceptibilidad (calificación de 5-9). Esto demuestra una vez más la importancia del mejoramiento poblacional como una potente herramienta de trabajo para el mejoramiento genético.

Los genes de resistencia a Piricularia, diferentes y complementarios, se pueden acumular eficientemente de forma gradual, mediante el uso de la selección recurrente como anotan Correa-Victoria *et al.* (1997). La obtención de resistencia a Piricularia ha sido uno de los objetivos principales del trabajo de mejoramiento poblacional por selección recurrente para varios

Cuadro 4. Resultados de la línea presente en el estudio regional de variedades y los testigos de comparación.

Variedad	Rendimiento de grano (t/ha)		Ciclo	Reacción ¹	
	Piricularia	Acame			
PCT-4\0\0\4>IACuba-18-1	4,87		127	3	1
Perla	4,56		125	4	1
Reforma	5,59		130	4	3

1. Datos según la escala estándar del IRRI (IRRI, 1988).

Cuadro 5. Porcentaje de resistencia de las líneas seleccionadas en el año 2001, con reacción a Piricularia de 1 a 4 y de 5 a 9 para estudiar en el año 2002.

Población	Generación												Total	
	S_0		S_1		S_2		S_3		S_4		S_5			
	1-4	5-9	1-4	5-9	1-4	5-9	1-4	5-9	1-4	5-9	1-4	5-9	1-4	5-9
PCT-4	9,5	90,5	46,7	53,3	-	-	72,2	27,8	100	0,0	100	0,0	65,7	3,3
GPIRAT-10	5,9	94,1	0,0	100,0	-	-	100,0	0,0	-	-	-	-	35,3	64,7
PCT-7	0,0	100,0	20,7	79,3	-	-	100,0	0,0	-	-	-	-	40,2	59,8
PIACuba-1	7,3	92,7	7,0	93,0	90,9	9,1	-	-	-	-	-	-	35,1	64,9
PIACuba-2	10,5	89,5	4,0	96,0	100,0	0,0	-	-	-	-	-	-	38,2	61,8

investigadores, entre los cuales podemos mencionar a Guimarães y Correa, 1997; Correa *et al.*, 1997; Filippi y Prabhu, 1996; y Courtois *et al.* 1997.

PROYECCIONES Y PERSPECTIVAS

El mejoramiento poblacional mediante la selección recurrente constituye una fuerte herramienta de trabajo para el mejoramiento genético del arroz en Cuba. Esta afirmación se basa en los siguientes fundamentos: esa estrategia requiere de muy pocos recursos para su aplicación; siempre se está trabajando con poblaciones; las constantes fuentes de variabilidad sin tener que hacer cruces manuales para crearlas; y el fitomejorador se concentra en dirigir con criterios y rigor la variabilidad hacia a las características de interés. Además de esos aspectos está el hecho de que las poblaciones son fuentes para la selección de genotipos para el desarrollo de líneas promisorias y futuras variedades.

Para la próxima etapa del trabajo las proyecciones y perspectivas en Cuba son:

- Mantener las características genéticas de las poblaciones existentes.
- Obtener al menos una población que combine genes de resistencia a varias enfermedades.
- Aumentar el porcentaje de resistentes a *Pyricularia* en las poblaciones mencionadas.

- Mejorar una población para la tolerancia a las bajas temperaturas.
- Mejorar al menos una población para la tolerancia a la salinidad.
- Combinar en una población las características de resistencia a enfermedades, a Tagasodes y buenas características morfológicas.
- Continuar la extracción de plantas fértiles para derivar líneas de las poblaciones.

REFERENCIAS

- Borrero, J.; Ospina, Y.; Guimarães, E. P.; y Châtel, M. 1997. Ampliación de la base genética de los acervos del arroz, mediante la introducción de variabilidad. En: Guimarães, E. P. (ed.). Selección recurrente en arroz. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 55-66.
- Ceballos, H. 1996. Variabilidad genética en arroz. Curso de Selección Recurrente. CIAT, Cali, Colombia. 30 p.
- Correa-Victoria F.; Guimarães, E. P.; y Martínez, C. P. 1997. Caracterización de la estructura genética y la virulencia de la *Pyricularia grisea* Sacc, para desarrollar variedades resistentes al añublo del arroz. En: Guimarães, E. P. (ed.). Selección recurrente en arroz. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 203-215.

- Courtois, B.; Nelson, R.; y Roumen, E. 1997. Creación de un acervo genético para mejorar la resistencia parcial a Piricularia en arroz de secano, mediante selección recurrente. En: Guimarães, E. P. (ed.). Selección recurrente en arroz. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 189-202.
- Filippi, M. y Prabhu, A. S. 1996. Selección Recurrente para la resistencia a *Pyricularia grisea* Sacc. En: Arroz en Brasil. Curso de Selección Recurrente en Arroz. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 177-188.
- Geraldi, I. y Souza Jr., C. L. 2000. Muestreo genético para programas de Mejoramiento Poblacional. En: Guimarães, E. P. (ed.). Avances en el mejoramiento poblacional en arroz. Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, Goiás, Brasil. p. 9-20.
- Guimarães, E. P. y Correa-Victoria, F. 1997. Utilización de la selección recurrente para desarrollar resistencia a *Pyricularia grisea* Sacc. en arroz. En: Guimarães, E. P. (ed.). Selección recurrente en arroz. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 165-175.
- Hanson, W. D. 1959. The breakup of initial linkage blocks under selection mating systems. *Genetics* 44:857-868.
- International Rice Research Institute (IRRI). 1988. Standard evaluation system for rice. 3rd. Ed. International Rice Research Institute (IRRI), Los Baños, Philippines. 54 p.
- Ospina, Y.; Châtel, M.; Guimarães, E.P. y Borrero, J. 1998. Mejoramiento Poblacional de arroz de sabana para *Pyricularia grisea* Sacc. Primer Encuentro Internacional de Arroz junio 1998, La Habana, Cuba. p. 56.
- Pérez-Polanco, R., Châtel, M.; Guimarães, E. P. 2000. Mejoramiento poblacional del arroz en Cuba: situación actual y perspectivas. En: Guimarães, E. P. (ed.). Avances en el mejoramiento poblacional en arroz. Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antonio de Goiás, Goiás, Brasil. p. 131-144.

CAPÍTULO 12



Mejoramiento Poblacional del Arroz en Bolivia

Roger Taboada Paniagua

Roger Taboada Paniagua¹

René Guzmán Arnez¹

Juana Viruez Justiniano¹

Tadao Kon²

1. Investigadores del Programa de Arroz del Centro de Investigación Agrícola Tropical (CIAT-Bolivia), Casilla 247, Santa Cruz, Bolivia. Telefax 00591-3-342996.
Correo electrónico: rtaboada@ciatbo.org

2. Asesor del JICA componente investigación. Casilla 247, Santa Cruz, Bolivia.
Telefax 00591-3-342996.
Correo electrónico: disapa@ciatbo.org

Contenido

Resumen

Abstract

Introducción

Caracterización de las poblaciones introducidas

Poblaciones introducidas y su manejo

Estrategias de desarrollo de líneas explorando las poblaciones

Resultados de las estrategias de selección de líneas

Proyecciones y perspectivas de la metodología

Referencias

RESUMEN

En 1997 el Centro de Investigación Agrícola Tropical (CIAT-Bolivia) en Santa Cruz, Bolivia, inició el proyecto de mejoramiento poblacional del arroz a través de selección recurrente. El objetivo era encontrar variedades adaptadas a las condiciones de secano para la producción de arroz en el país. El proyecto comenzó con la introducción de recursos genéticos existentes en otros países, es decir, se introdujeron tres poblaciones (CNA-7, PCT-4 y PCT-5), y después se adicionaron PCT-7, GPCT-9 y PCT-11. El trabajo se dividió en dos etapas: la primera, la caracterización de las poblaciones donde se seleccionaron las CNA-7, PCT-4, PCT-7 y PCT-11 y la segunda, el mejoramiento de las poblaciones y la extracción de líneas para el desarrollo de nuevas variedades. La población PCT-7 se seleccionó como base para formar una nueva población para condiciones de secano favorecido y riego. Paralela a la caracterización de las poblaciones, se introdujeron líneas fijas y segregantes del proyecto de mejoramiento poblacional colaborativo CIAT/CIRAD, Colombia. En este capítulo se muestran cómo se han manejado las poblaciones, cómo se obtuvieron líneas y cómo se realizaron las evaluaciones de esos recursos genéticos. Los resultados preliminares son positivos y el desarrollo de líneas a partir de las poblaciones introducidas ya permite planear el lanzamiento de nuevas variedades en el 2004.

RICE POPULATION IMPROVEMENT IN BOLIVIA

ABSTRACT

To develop rice varieties adapted to Bolivia's upland ecosystems, the national Centro de Investigación Agrícola Tropical began, in Santa Cruz, its project for population improvement through recurrent selection. The project began in 1997, by introducing genetic resources from other countries, specifically three populations: CNA-7, PCT-4 and PCT-5, followed by populations PCT-7, GPCT-9 and PCT-11. Work was separated into two phases: (1) population characterization from which CNA-7, PCT-4, PCT-7 and PCT-11 were selected; and (2) population improvement and line extraction for developing new varieties. PCT-7 was chosen as the base population to create a new one for favourable upland and irrigated conditions. Parallel with population characterization, fixed lines and segregating populations were introduced from the collaborative project on population improvement carried out by CIAT and CIRAD in Colombia. This chapter describes how populations were handled, how fixed lines were obtained and how these genetic resources were evaluated. Preliminary results are positive; lines developed from introduced populations are already permitting the planning of new varietal releases in 2004.

INTRODUCCIÓN

El desarrollo de nuevas variedades de arroz para Bolivia, a través de la utilización de métodos convencionales de mejoramiento, ha resultado en la liberación de variedades que utilizan los agricultores. Guzmán (1995) menciona algunas para condiciones de secano, y Taboada *et al.* (2000) presentan los avances del programa en Bolivia con recomendaciones para el sistema de riego.

El programa de mejoramiento genético de arroz del CIAT-Bolivia ha concentrado sus esfuerzos en incrementar los rendimientos y mejorar la calidad de las nuevas variedades. Para lograrlo ha enfrentado dificultades principalmente relacionadas con el incremento de la productividad, debido tal vez a la estrecha base del recurso genético disponible en el programa de ese Centro (Taboada *et al.*, 2000), lo que parece estar de acuerdo con los hallazgos de Cuevas-Peréz *et al.* (1992). Estos últimos encontraron una estrecha base genética en el análisis que hicieron de las variedades comerciales sembradas en la región.

Las informaciones recibidas de los agricultores apuntan así a una constante demanda por materiales más rendidores. Para dar una respuesta a esa demanda el CIAT-Bolivia está buscando alternativas para

dinamizar su programa de mejoramiento genético del arroz y explorar mejor los recursos genéticos disponibles en otros programas de mejoramiento de la región. En 1997 investigadores de Bolivia participaron en un entrenamiento de una consultoría de la "Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuaria-Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão" ("Embrapa Arroz e Feijão"), donde se enfatizó la posibilidad de emplear una nueva metodología de mejoramiento para el cultivo del arroz y se discutió el uso del mejoramiento poblacional a través de la utilización de la selección recurrente.

En el evento se presentaron datos de las ventajas y desventajas de la aplicación de la metodología en arroz. Dentro de las primeras se incluyen la posibilidad de crear y manejar poblaciones de amplia base genética; el desarrollo de líneas que teóricamente podrían sobreponer los potenciales de rendimiento de las actuales variedades comerciales utilizadas en América Latina, y la independencia que esa estrategia proporciona disminuyendo la necesidad constante de la introducción de germoplasma de otros países y de la realización de cruces manuales.

Esos aspectos positivos llamaron la atención de los investigadores del CIAT-Bolivia que introdujeron germoplasma y

RESUMEN

Las variedades actuales han alcanzado la máxima productividad factible de lograr en el campo, por lo que para elevar el potencial de rendimiento se decidió incorporar el mejoramiento poblacional por selección recurrente. Durante la siembra 1996/97 se desarrolló una población de sitio específico (PQUI-1) a partir de un acervo genético introducido del CIRAD (GPIRAT-10). En la siembra 2000/01 se creó la segunda población de sitio específico denominada PQUI-2, que se obtuvo utilizando como base la población PQUI-1 \CHV3\1 y su primera recombinación se hizo en el CIAT, Colombia. La población chilena PQUI-1 se mejoró utilizando dos métodos distintos: el primero basado en la selección de plantas androestériles en dos ambientes diferentes (Chillán 36° 34'S y 72° 02'W y Colchagua 34° 33'S y 71° 24'W), y el segundo basado en la selección de plantas fértiles sometidas a una prueba para determinar tolerancia al frío en la germinación, en condiciones controladas de laboratorio. Teniendo en cuenta la buena variabilidad que presentaron las poblaciones durante su manejo, se seleccionaron plantas fértiles y se evaluaron sus descendencias en jardines de líneas. La evaluación de rendimiento de las primeras líneas fijas provenientes de la selección de plantas mostró que estas líneas presentaron un rendimiento entre 6 y 9% mayor que la variedad comercial Diamante-INIA.

IMPROVING IRRIGATED RICE POPULATIONS FOR CHILE'S TEMPERATE CLIMATE

ABSTRACT

Current varieties in Chile have reached their maximum productivity possible under field conditions. Hence, to increase yield potential, the national rice programme decided to incorporate population improvement by recurrent selection. During the 1996/97 cropping season, a site-specific population (PQUI-1) was developed from a gene pool introduced from CIRAD (GPIRAT-10). In the 2000/01 season, a second site-specific population (PQUI-2) was obtained, using PQUI-1\CHV3\1 as base population. The first recombination was done at CIAT, Colombia. The Chilean population PQUI-1 was improved, using two methods: the first was based on selecting male-sterile plants in two ecosystems: Chillán at 36° 34'S and 72° 02'W, and Colchagua at 34° 33'S and 71° 24'W. The second method was based on selecting fertile plants tested, under controlled laboratory conditions, for cold tolerance at germination. Taking into account the wide variability shown by the populations, fertile plants were selected and their progeny evaluated in line nurseries. Evaluation of the first fixed lines obtained showed yields were 6% to 9% higher than those of the commercial variety Diamante-INIA.

INTRODUCCIÓN

El actual desarrollo del cultivo del arroz en Chile, así como los avances obtenidos en el mejoramiento genético tanto de características agronómicas industriales como culinarias, ha sido posible gracias a tecnologías desarrolladas, en su mayor parte, por el programa de arroz del Instituto de Investigaciones Agropecuarias (INIA). Las actuales variedades reúnen los más importantes requisitos solicitados tanto por agricultores (buen nivel de rendimiento) como por la industria (tipo de grano y calidad industrial), pero últimamente se observa que muchas de ellas parecen haber alcanzado la máxima productividad factible de lograr en el campo.

Históricamente el mejoramiento de plantas autógamas se ha concentrado en utilizar para generar variabilidad, métodos como mutaciones artificiales e hibridación (cruces y retrocruces entre dos o más progenitores). Las descendencias, en general, se seleccionan y se llevan a la homocigosis por los métodos convencionales como pedigrí, masal y masal modificado. Casi nunca se han utilizado los métodos poblacionales por las dificultades en realizar un gran número de cruzamientos manuales (Fehr, 1987). A pesar de que las nuevas variedades

comerciales desarrolladas representan un avance para los agricultores, Cuevas-Pérez *et al.* (1992) reportan que debido a las pocas fuentes de variabilidad utilizadas por los diferentes programas de mejoramiento del arroz en América Latina y en el Caribe, se ha producido una reducción de la base genética, lo que estaría limitando los futuros avances tanto en productividad como en calidad.

Con el ánimo de encontrar una respuesta a esta problemática, el INIA-Chile como también otras instituciones de América Latina y del Caribe, se han dedicado, a partir de la mitad de la década de los 90, a buscar alternativas para ampliar y diversificar la base genética del arroz. Para esto han decidido incorporar en los proyectos de fitomejoramiento del cultivo otras metodologías, entre las que se destaca el mejoramiento poblacional por selección recurrente, que se ha transformado en una buena alternativa a las inquietudes de los especialistas. Este método, propuesto por Fujimaki (1979) e implementado por Châtel y Guimarães (1997), permite el desarrollo y posterior mejoramiento de acervos genéticos que agrupen y permitan recombinar varios genotipos distintos a los que se utilizan en la actualidad. El método consiste en una selección y evaluación de individuos dentro

empezaron a utilizar el mejoramiento poblacional en el país. El objetivo de este capítulo es presentar los avances que el programa de mejoramiento genético del arroz ha logrado con la utilización de esa metodología.

CARACTERIZACIÓN DE LAS POBLACIONES INTRODUCIDAS

La disponibilidad de recursos genéticos de arroz en Bolivia es muy limitada. En 1997 el CIAT-Bolivia inició su programa de mejoramiento poblacional del arroz a través de la selección recurrente con la introducción de poblaciones de amplia base genética provenientes del Proyecto de Arroz que conduce el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Colombia, en colaboración con el "Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement" (CIRAD), Francia, y la "Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária" ("Embrapa Arroz e Feijão"), Brasil.

En esa oportunidad se introdujeron y caracterizaron de manera preliminar las poblaciones CNA-7, PCT-4 y PCT-5. Las informaciones obtenidas permitieron escoger las dos primeras para seguir bajo el proceso de evaluación y mejoramiento poblacional y descartar la tercera de ellas. En fecha posterior, en 1998, se introdujeron la población PCT-7 y

el acervo genético GPCT-9 para condiciones de secano favorecido y riego, respectivamente. Por los resultados obtenidos la primera fue más favorable para nuestras condiciones, por lo que se seleccionó como fuente de androesterilidad para la creación de una nueva población local (Taboada *et al.*, 2000).

En el año agrícola 1999/2000, ya con la introducción de PCT-11, desarrollada en Colombia, se caracterizaron detalladamente PCT-4, CNA-7 y PCT-11. Los resultados disponibles (Cuadro 1) indican que las tres poblaciones presentan buena adaptación a las condiciones locales cuando se siembran en el ecosistema de secano. Con base en esos datos los investigadores del programa siguieron sus trabajos considerando tales poblaciones como fuentes primarias de germoplasma para su estrategia de mejoramiento poblacional. Como esas fuentes estaban segregando para el gen de androesterilidad, se facilitó el proceso de mejoramiento genético.

Para la evaluación de las tres poblaciones se establecieron 2000 plantas por población sembradas en el campo en dos épocas, 1000 por época. La caracterización de éstas —basada en los tamaños de muestra establecidos en el trabajo de Badan *et al.* (1998)— se realizó en una muestra de 200

Cuadro 1. Resultados de las evaluaciones realizadas para siete características agronómicas en las poblaciones PCT-4, CNA-7 y PCT-11. Estudio conducido en el año agrícola 1999/2000 en la Estación Experimental Agrícola de Saavedra (EEAS), CIAT-Bolivia.

Población	Parámetro ¹	Días al 50% de la floración (No.)	Altura de la planta (cm)	Paniculas por planta (No.)	Granos por panicula (No.)	Largo del grano (mm)	Centro blanco ²
PCT-4	No.	200	200	100	115	199	199
	Promedio	100	105	25	126	6,72	2,8
	Mínimo	82	76	14	65	5,74	0
	Máximo	124	150	44	258	8,02	5
	S	8,4	14,1	6,4	29,6	0,5	1,2
	CV (%)	8,4	13,5	26,0	23,4	7,0	42,6
CNA-7	No.	200	200	100	155	198	197
	Promedio	106	129	20	129	6,94	2,1
	Mínimo	81	84	7	69	5,32	0
	Máximo	141	187	44	318	8,18	5
	S	6,6	19,3	6,9	39,5	0,5	1,3
	CV (%)	6,2	15,0	34,2	30,6	7,7	60,4
	No.	200	200	110	141	194	194
PCT-11	Promedio	98	98	15	135	7,03	1,8
	Mínimo	76	61	5	61	5,40	0
	Máximo	117	136	50	248	8,46	5
	S	8,2	14,1	6,3	33,0	0,5	1,4
	CV (%)	8,4	14,5	41,5	24,5	6,5	76,5

1. No.: número de plantas evaluadas; S: desviación estándar; y CV: coeficiente de variación.

2. Escala de evaluación estándar del IRRI (IRRI, 1988).

plantas por cada una. Los ensayos se efectuaron en la Estación Experimental Agrícola de Saavedra (EEAS) y se evaluaron las siguientes características agronómicas: número de días al 50% de la floración, altura de la planta, número de panículas por planta, número de granos por panícula, largo del grano, centro blanco y reacción a enfermedades. Los resultados de esa caracterización se resumen en el Cuadro 1.

La población CNA-7 se caracterizó por presentar 106 días al 50% de la floración. Aún así en esta población será posible obtener plantas precoces con relativa facilidad ya que presentó plantas que florecen con 81 días, una desviación estándar de 6,6 días (Cuadro 1) y altura promedio de planta de 129 cm con variación de 84 a 187 cm. Los datos de acame (no presentados) de esta población, que se caracteriza por porte alto, indicaron que el 32% de las plantas fueron susceptibles.

Las poblaciones PCT-4 y PCT-11 presentaron ciclos más cortos con promedios de 100 y 98 días, y una altura de planta promedio de 105 y 98 cm, respectivamente. (Esas poblaciones son de porte intermedio y se destinarán al sistema mecanizado).

Como el número de panículas por planta y el de granos por panícula son dos componentes importantes del

rendimiento, se decidió medir esas características para tener una idea del potencial de esas poblaciones. La PCT-4 presentó el mayor número promedio de panículas por planta, pero el menor número promedio de granos por panícula. A su vez, la PCT-11 presentó un comportamiento contrario, o sea, menor número promedio de panículas por planta y el mayor número promedio de granos por panícula (Cuadro 1). Esa relación, común en arroz, dificulta el desarrollo de líneas con elevado potencial de rendimiento de granos. Sin embargo, como los rangos de variación para las tres poblaciones son amplios para ambas características y las desviaciones estándares son elevadas, se espera que la selección recurrente permita acumular esos genes que están contribuyendo en la dirección de interés del fitomejorador: elevados números promedios de panículas por planta y de granos por panícula.

Para atender la demanda del mercado nacional que exige granos largos y translúcidos, se buscó conocer la distribución del largo del grano y del centro blanco en las poblaciones. El Cuadro 1 muestra que las tres poblaciones poseen promedios y rangos de variación dentro de los deseables para el largo del grano. El problema es que las desviaciones estándares son muy bajas, lo cual con seguridad

dificultará los avances con la selección. Con respecto al centro blanco, los promedios estuvieron también dentro del rango deseable, con valores menores a 3 en la escala de evaluación del IRRI (IRRI, 1988) y presentaron una buena variabilidad para la selección.

Aunque en este trabajo no se presentan los datos, las observaciones generales permiten decir que todas las poblaciones tuvieron un buen comportamiento con respecto a las principales enfermedades del cultivo del arroz en Bolivia (Piricularia en la hoja y en el cuello de la panícula, Helmintosporiosis, Escaldado de la hoja y Manchado de grano). La PCT-11 fue la que presentó mayor cantidad de plantas con reacción de susceptibilidad a estas dos últimas .

POBLACIONES INTRODUCIDAS Y SU MANEJO

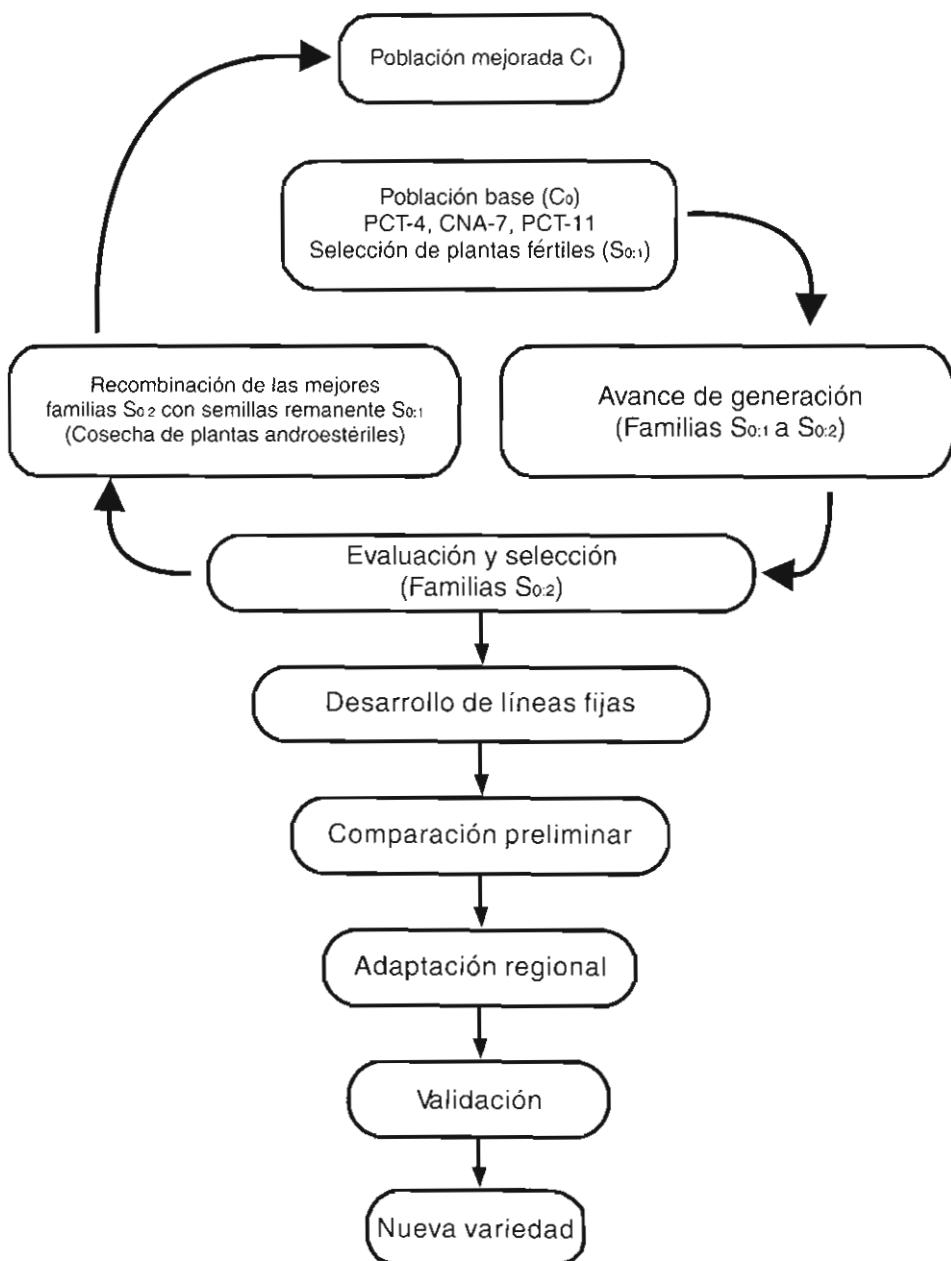
La caracterización de las poblaciones introducidas realizada en 1997/98 permitió conocer de manera preliminar las características fenotípicas y sus comportamientos en las condiciones de secano de Bolivia. A su vez, se dio inicio al proceso de mejoramiento poblacional cuando se realizó el primer ciclo de recurrencia con base en la selección masal en ambos sexos considerando los criterios descritos y evaluados

anteriormente. En fecha posterior las tres poblaciones seleccionadas y caracterizadas en 1999/2000 cumplieron las etapas propuestas (Figura 1): selección de plantas fértiles; avance de generación $S_{0:1}$ a $S_{0:2}$; evaluación y selección de familias $S_{0:2}$ y recombinación de las mejores familias $S_{0:2}$ con semilla remanente $S_{0:1}$.

Durante el verano 1999/2000, en la primera etapa del mejoramiento poblacional basado en familias $S_{0:2}$, se seleccionaron 96 plantas fértiles S_0 de la población PCT-4; 86 de la CNA-7 y 88 de la PCT-11. Luego, con estos materiales se realizó el avance de generación de $S_{0:1}$ a $S_{0:2}$ en la época invernal durante el segundo semestre del 2000, en condiciones de riego en la EEAS. La evaluación de estas familias se efectuó durante la campaña de verano 2000/01 en la EEAS, seleccionando 38, 31 y 32 familias $S_{0:2}$ de las poblaciones PCT-4, CNA-7 y PCT-11, respectivamente. Más adelante, con el material seleccionado se formó una mezcla balanceada con semilla remanente $S_{0:1}$ para la recombinación (Cuadro 2).

Como en Bolivia sólo se puede efectuar una generación al año, durante el segundo semestre del 2001 se solicitó la colaboración del CIAT-Colombia para adelantar el proceso. Se enviaron tres bolsas de semillas en representación de cada

Figura 1. Flujo de germoplasma adoptado por el programa de mejoramiento genético de arroz del CIAT-Bolivia, en el cual se considera la integración de las estrategias de mejoramiento poblacional y el desarrollo de líneas para la producción de variedades.



Cuadro 2. Flujo y número de plantas evaluadas y seleccionadas en las poblaciones PCT-4, CNA-7 y PCT-11.

Año agrícola ¹	Actividad	Número de plantas		
		PCT-4	CNA-7	PCT-11
1997/98	Caracterización preliminar de plantas S ₀	X	X	-
1997/98	Selección de las plantas androestériles y recombinación (Ciclo 1)	241	97	-
1999/2000	Caracterización de las plantas S ₀	X	X	X
1999/2000	Selección de plantas S ₀ fértiles	96	86	88
2000	Avance de generación (S _{0,1} a S _{0,2})	96	86	88
2000/01	Evaluación y selección de las mejores familias (S _{0,2})	38	31	32
2001	Recombinación - cosecha de plantas androestériles (realizado en Colombia)	700	700	700
2001/02	Evaluación de plantas S ₀ y selección de líneas	150	150	150

1. En el año agrícola 1998/99 se caracterizaron la población PCT-7 y el acervo genético GPCT-9.

población para recombinación. Esa etapa se realizó sembrando cada población aislada y en dos épocas diferentes para facilitar y garantizar el mayor intercruzamiento. Más adelante se cosecharon todas las plantas androestériles de cada población sin selección para formar una mezcla balanceada bajo condiciones de riego. La cosecha individual de todas las plantas androestériles (alrededor de 700 plantas de cada una de las poblaciones) se realizó con el objeto de generar las nuevas poblaciones con dos ciclos de selección recurrente más adaptadas a las condiciones de Bolivia, después de la primera selección masal.

Esto permitió cumplir con el segundo ciclo de recurrencia en las PCT-4 y CNA-7 originando las nuevas poblaciones mejoradas para características agronómicas (CA) con la siguiente nomenclatura recomendada por Chatél y Guimarães (1995):

- PCT-4\CA\1\1,CA\1
- CNA-7\CA\1\1,CA\1

En contraste, la población PCT-11 cumplió el primer ciclo de recurrencia de la población mejorada PCT-11\CA\1\1 (Cuadro 2).

Esas informaciones permitieron enfocar el mejoramiento de las poblaciones sobre la base de características como calidad de grano (centro blanco), resistencia a

enfermedades fungosas y rendimiento de grano. Por ello se estableció que las poblaciones PCT-4 y PCT-11 se trabajarían para los agricultores con tecnologías del sistema mecanizado. Con respecto a la CNA-7 se consideró la posibilidad de cobijar el sistema manual de los pequeños agricultores. Este germoplasma es una de las pocas alternativas para este sistema de producción.

Es válido mencionar que en todas las etapas donde se siembran en el campo las poblaciones segregantes, se escogen plantas y/o líneas para, vía método de pedigrí, producir materiales avanzados para el desarrollo de variedades comerciales.

El programa de mejoramiento genético del arroz del CIAT-Bolivia considera que el método de mejoramiento poblacional mediante la selección recurrente, es una buena alternativa para atender a las demandas que recibe. Esto se basa en que la metodología permite obtener resultados a mediano y largo plazos como son poblaciones con elevada frecuencia génica para los caracteres de interés y líneas segregantes que puedan resultar en nuevas variedades para el ecosistema de secano. Así se combina el proceso de mejoramiento de poblaciones y el desarrollo de líneas como se describe en la Figura 1.

Como en Santa Cruz, Bolivia, por condiciones climáticas sólo es posible llevar a cabo una generación por año, cada ciclo de mejoramiento poblacional requiere cuatro años, según la metodología de mejoramiento propuesto (Figura 1). Sin embargo, el apoyo del CIAT ha permitido reducir ese período a dos años como se explica en el Cuadro 2.

ESTRATEGIAS DE DESARROLLO DE LÍNEAS EXPLORANDO LAS POBLACIONES

Los elementos relativos al mejoramiento poblacional ya se presentaron y discutieron en las secciones anteriores. Aquí vamos a comentar el proceso de obtención de líneas mejoradas a partir de las generaciones segregantes disponibles durante el proceso de mejoramiento de la población. El proceso se inicia con la selección de 13 plantas fértiles S_0 que se seleccionaron de manera individual y que se avanzaron a la fijación vía selección genealógica o pedigrí. Después de los ensayos de evaluación y selección de familias S_2 efectuados durante la campaña 2000/01 se seleccionaron 236 líneas S_3 (plantas individuales) de las cuales 89 provienen la PCT-4, 67 de la CNA-7 y 80 de la PCT-11. Este germoplasma se conduce hasta S_5 por el método convencional de desarrollo de líneas para luego continuar su

proceso de evaluación y selección en ensayos de rendimiento.

Los ensayos de rendimiento y la evaluación de las familias $S_{0:2}$ del mejoramiento poblacional se realizan en las localidades de Saavedra, San Pedro, Yapacaní y San Juan, que son zonas representativas de la producción de arroz del departamento de Santa Cruz. Desde 1998 hasta el 2002 se introdujeron del CIAT/CIRAD, Colombia, 856 líneas fijas y segregantes (Cuadro 3) y desde la cosecha de 2001/02, en todas las fases del proceso de mejoramiento se tienen ensayos.

En el ensayo de introducción de la cosecha 2001/02 se evaluaron 173 líneas: en la comparación preliminar 14 genotipos, en la avanzada 9, y en la adaptación regional 6 líneas (Cuadro 3). Todos estos materiales se originaron de las poblaciones que se están trabajando bajo la metodología

de selección recurrente, y por lo cual recibieron el código "SR". Para seleccionarlos se consideraron los siguientes aspectos: tolerancia a enfermedades (Piricularia en la hoja y en el cuello de la panícula, Helmitosporiosis, Escaldado de la hoja y Manchado del grano), ciclo corto o intermedio (100-135 días), buena calidad de grano (baja intensidad de centro blanco y alto rendimiento en molino) y potencial de rendimiento similar o superior a los testigos locales.

RESULTADOS DE LAS ESTRATEGIAS DE SELECCIÓN DE LÍNEAS

Como ya se mencionó, durante la cosecha 2000/01 se realizó la evaluación de 96 familias $S_{0:2}$ seleccionadas de la población PCT-4, 86 de la CNA-7 y 88 de la PCT-11. Para ello se utilizó el diseño estadístico de bloques aumentados de Federer siguiendo la propuesta de Zimmermann (1997).

Cuadro 3. Flujo del germoplasma introducido del CIAT/CIRAD, Colombia (1998 al 2001), y proceso de selección en las condiciones de secano de Bolivia (2001/02).

Año agrícola	Introducción (No. de líneas)	Ensayo comparativo preliminar (No. de líneas)	Ensayo comparativo avanzado (No. de líneas)	Ensayo de adaptación regional (No. de líneas)
1998/99	176 S_2	-	-	-
1999/2000	385 S_8	21 S_3	-	-
2000/01	122 S_2 a S_9	14 Fijas	13	-
2001/02	173 Fijas	14 Fijas	9	6

La selección de las familias se basó principalmente en las siguientes características agronómicas: sanidad y calidad de grano; número de días al 50% de la floración y centro blanco, este último de mayor influencia en la selección. Los resultados obtenidos se pueden apreciar en el Cuadro 4. El promedio de centro blanco del total de las familias $S_{0.2}$ evaluadas en la población PCT-11 fue 2,8, mientras que las familias seleccionadas presentaron en promedio 2,0, disminuyendo el centro blanco en 0,8 (28,6%). La población PCT-4, en cambio, por efecto de selección redujo la intensidad de centro blanco en 0,6 (19,3%) y la CNA-7 disminuyó su centro blanco en 0,7 (23,3%). Al analizar todos los ensayos de

rendimiento conducidos por el programa se observan resultados promisorios de los genotipos introducidos en 1999 del CIAT/CIRAD, Colombia. Esos materiales se evaluaron en ensayos de introducción en parcelas de observación en 1999/2000, con comparación preliminar en el 2000/01 y comparación avanzada en 2001/02. Las dos últimas fases son ensayos evaluados en diferentes localidades. En la próxima cosecha 2002/03 se evaluará la última fase de ensayos de rendimiento. En el Cuadro 5 se presentan los resultados de dos años en los cuales se observa que los genotipos SR 99343; SR 99380; SR 99345 y SR 99344 sobresalen por sus altos

Cuadro 4. Promedios de las evaluaciones del número de días al 50% de la floración, altura de la planta y centro blanco de las familias $S_{0.2}$ de las poblaciones PCT-4, CNA-7 y PCT-11 y de los dos testigos locales, realizadas en la campaña 2000/01.

Población		Días al 50% de la floración (No.)	Altura de la planta (cm)	Centro blanco (escala) ¹
PCT-4	F ²	87	104	3,1
	FS	85	105	2,5
	T	97	103	2,5
	F	91	113	3,0
CNA-7	FS	89	115	2,3
	T	96	103	2,5
	F	86	102	2,8
PCT-11	FS	83	105	2,0
	T	95	99	2,7

1. Valores promedios según la escala propuesta por el IRRI (IRRI, 1988).

2. F = Familias $S_{0.2}$ evaluadas; FS = Familias $S_{0.2}$ seleccionadas; T = Testigos locales.

potenciales de rendimiento, además de haber sido significativamente superiores a las variedades locales utilizadas como testigos (Jasayé y Tutuma). Esas líneas poseen buena calidad de grano y son tolerantes a las principales enfermedades fungosas de la región. Estos materiales promisorios provienen de la población PCT-4 lo cual indica el potencial de la población y de la estrategia para desarrollar nuevas variedades de arroz para siembras en secano.

PROYECCIONES Y PERSPECTIVAS DE LA METODOLOGÍA

Los resultados preliminares positivos obtenidos con la utilización del mejoramiento poblacional del arroz en el país, son indicadores del logro de algunos de los objetivos planteados al inicio del trabajo. El programa posee fuentes amplias de recursos genéticos adaptadas a los ecosistemas predominantes en Bolivia.

Cuadro 5. Promedios de rendimiento ($\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1}$) de líneas promisorias desarrolladas por selección recurrente, CIAT-Bolivia, en el año agrícola 2001/02.

Código ¹	Pedigri	Año agrícola ²		
		2000/01	2001/02	Promedio
SR 99343	PCT-4\0\0\1>S ₂ -1584-4-M-5-M-6-M	4632	4136	4384
SR 99380	PCT-4\0\0\1>S ₂ -41-2-2-4-M-1-M	4134	3289	3711
SR 99345	PCT-4\0\0\1>S ₂ -1584-4-M-6-M-2-M	4135	3282	3708
SR 99344	PCT-4\0\0\1>S ₂ -1584-4-M-6-M-1-M	3685	3582	3633
SR 99104	PCT-A\0\0\0>394-M-1-M-5-M-2-M	4273	2817	3545
SR 99030	PCT-A\0\0\0>175-M-3-M-3-M-6-M	3859	2618	3239
SR 99131	PCT-A\0\0\0>394-M-2-M-3-M-5-M	3016	2727	2871
SR 99029	PCT-A\0\0\0>175-M-3-M-3-M-5-M	2955	2493	2724
SR 99134	PCT-A\0\0\0>503-M-1-M-1-M-2-M	3500	1613	2557
Jasaye (T)	-	3467	2511	2989
Tutuma (T)	-	3428	2702	3065
Promedio		3735	2888	3311
Error estándar	-	563,1	243,4	-
DMS (0.05)	-	1136,2	482,7	-
CV (%)	-	19,6	21,3	-

1. SR – líneas originarias de selección recurrente y T – testigos.

2. Promedios de 4 localidades (Saavedra, Yapacaní, San Pedro y San Juan).

Al comparar el comportamiento positivo de las líneas desarrolladas por CIAT-Bolivia a partir de las poblaciones introducidas y mejoradas para las condiciones de secano y para los arroceros de subsistencia, con los materiales locales en los diferentes ensayos, se observa que en el futuro próximo será posible disponer de nuevas variedades para los agricultores. Es válido destacar el buen comportamiento de esas líneas con respecto a resistencia a enfermedades y productividad.

Sin embargo, la implementación de la estrategia planteada en la Figura 1 requiere una visión administrativa de apoyo al trabajo no sólo al corto, sino a mediano y largo plazo. Al principio el mejoramiento poblacional está centrado en el cúmulo de genes favorables y en el incremento de las posibilidades de obtención de genotipos mejores a cada ciclo de recurrencia.

El programa de arroz del CIAT-Bolivia continuará con el manejo de las tres poblaciones trabajadas hasta el momento. Además, para los próximos años se planean las siguientes etapas:

- Introducir una población para condiciones de riego.
- Formar, a partir del 2003, una población para condiciones de secano favorecido partiendo de la población PCT-7 a través de la introducción de

progenitores que se han adaptado a nuestras condiciones.

- Liberar en el 2004 dos variedades para secano provenientes de las poblaciones manejadas por selección recurrente.

REFERENCIAS

- Badan, A. C.; Geraldi, I. O.; Guimarães, E. P.; y Ospina, Y. 1998. Estimativa do tamanho efetivo de amostra ideal para caracterizar uma população de arroz para as características peso de panículas e peso de 100 grãos. *Genetics and Molecular Biology* 21:246.
- Châtel, 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 anuelles (CIRAD-CA) y Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. 70 p.
- Cuevas-Pérez, F. E.; Guimarães, E. P.; Berrio, L. E.; y González, D. I. 1992. Genetic base of irrigated rice in Latin America and Caribbean, 1971 to 1989. *Crop Sci.* 32:1054-1059.
- Guzmán, R. 1995. Nuevas variedades de arroz para secano en Santa Cruz, Bolivia. En: Informe INGER- América Latina 1994. Variedades de arroz liberadas en América Latina y el Caribe en 1993 y su variabilidad genética. Red Internacional para la Evaluación Genética del Arroz, INGER- América Latina, 1994. Cali, Colombia. p.15-19.

- International Rice Research Institute (IRRI). 1988. Standard evaluation system for rice. 3rd Ed. Los Baños, Philippines. 54 p.
- Taboada, R.; Guzmán, R.; y Hurtado, J. 2000. Mejoramiento de arroz en Bolivia: Caracterización de poblaciones y uso del mejoramiento poblacional. En: Guimarães, E. P. Avances en el mejoramiento poblacional en arroz. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 287-296.
- Zimmermann, F. J. P. 1997. Estadística aplicada a la selección recurrente. En: Guimarães, E. P. (ed.). Selección recurrente en arroz. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 67-75.

CAPÍTULO 13



Mejoramiento Poblacional y Obtención de Líneas de Arroz para el Ecosistema de Sabana: Proyecto CIAT/CIRAD

Marc Châtel

Marc Châtel¹

Yolima Ospina²

Francisco Rodriguez³

Victor Hugo Lozano³

1. Fitomejorador de arroz del “Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement—Département des cultures annuelles” (CIRAD-CA) en el proyecto arroz CIAT/CIRAD, A. A. 6713, Cali, Colombia.

Correo electrónico: m.chatel@cgiar.org

2. Asistente de investigación del proyecto arroz del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), A. A. 6713, Cali, Colombia.

Correo electrónico: y.ospina@cgiar.org

3. Técnico de Investigación del proyecto arroz del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), A. A. 6713, Cali, Colombia.

Contenido

Resumen

Abstract

Introducción

Conceptos básicos

Evolución de los trabajos

Estrategias de mejoramiento poblacional

- Selección recurrente fenotípica en ambos sexos

- Selección recurrente con base en líneas S_{0:2}

Desarrollo de líneas de las poblaciones mejoradas

- Ensayos de rendimiento

Selección de líneas por los programas nacionales

Evaluación de la diversidad genética

Consideraciones finales

Referencias

RESUMEN

Desde 1996 en respuesta a las recomendaciones del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), el proyecto de cooperación en arroz entre el CIAT y el "Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement" (CIRAD) ha disminuido las actividades de mejoramiento convencional por cruces intra-específicos y se ha concentrado en la ampliación de la base genética del cultivo. Para el arroz de secano el desarrollo de poblaciones con amplia base genética y el mejoramiento de las mismas mediante selección recurrente son las nuevas estrategias. La creación de poblaciones se facilitó por la utilización del gen recesivo de androesterilidad que permitió crearlas para diferentes condiciones y sitios. En Colombia se mejoraron poblaciones de arroz de secano utilizando dos métodos de selección recurrente. Además, en cada etapa del proceso se seleccionaron plantas fértiles para desarrollar líneas a través del método de pedigree. Las líneas más avanzadas se están evaluando en ensayos de rendimiento en cooperación con la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (CORPOICA). En el futuro el proyecto seguirá creando y mejorando poblaciones, desarrollando y evaluando líneas obtenidas de esas fuentes y compartiendo éstas con los programas de mejoramiento de arroz de secano de los países de la región.

POPULATION IMPROVEMENT AND OBTAINING RICE LINES FOR THE SAVANNAH ECOSYSTEM: THE CIAT/CIRAD PROJECT

ABSTRACT

Since 1996, following recommendations by the Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), the joint project on rice improvement between CIAT and the "Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement" (CIRAD) is phasing out conventional breeding through intraspecific crosses. It will now concentrate on broadening the crop's genetic base. New breeding strategies include developing upland rice populations with broad genetic bases and their improvement through recurrent selection. Use of a recessive male-sterile gene facilitates developing rice populations for different ecosystems and specific sites. In Colombia, upland rice populations were improved through two recurrent selection methods, with fertile plants being selected at each stage to develop lines through the pedigree method. The most advanced lines are being evaluated for yield in cooperation with the Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (CORPOICA). The project expects to continue developing and improving populations, to develop and evaluate lines from these populations, and to share them with national upland rice programs in the region.

INTRODUCCIÓN

Los métodos clásicos de mejoramiento genético fueron y son aún los principales responsables del desarrollo y liberación de innumerables variedades de arroz de secano en países de América Latina como Bolivia, Brasil y Colombia (INGER, 1991). Aunque esos resultados fueron notorios tuvieron como consecuencia el estrechamiento de la base genética de los productos disponibles para los agricultores (Cuevas-Pérez *et al.*, 1992; Rangel *et al.*, 1996; Montalván *et al.*, 1998). Por lo tanto, es tarea de organizaciones como el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia, y el "Centre de coopération internationale en recherche pour le développement" (CIRAD), Montpellier, Francia, buscar nuevos métodos de mejoramiento que permitan seguir produciendo variedades y, que a su vez, amplíen la variabilidad del germoplasma disponible a los agricultores.

Desde 1996 en los trabajos ejecutados en el marco del convenio del proyecto arroz del CIAT con el CIRAD, la estrategia ha sido la disminución de la producción de líneas fijas directamente relacionadas con el mejoramiento clásico por cruzamiento entre líneas/variedades *japónica* por

japónica. En contraste se incrementaron los recursos dirigidos a la ampliación de la base genética del arroz de secano y a la utilización del método de mejoramiento de poblaciones (Châtel *et al.*, 2001).

Como punto de partida para los objetivos de ese proyecto, los investigadores explorando los recursos genéticos del arroz han creado poblaciones de amplia base genética (Châtel y Guimarães, 1998) que han sido mejoradas mediante la metodología de selección recurrente. Para facilitar la tarea de construcción y recombinación al azar de las poblaciones se ha utilizado el gen recesivo de androesterilidad (*ms*) del mutante de la variedad *indica* IR36 (Singh e Ikehoshi, 1981).

Las variedades con base genética distinta y más amplia que las disponibles en la actualidad en el mercado latinoamericano, deben resultar de la exploración de la amplia variabilidad genética presente en esas poblaciones. Ese resultado debe ocurrir a través de la selección de plantas y de la utilización de métodos como el de pedigrí, el masal, el masal modificado o las combinaciones de ellos en todas las etapas del proceso de mejoramiento poblacional. En ese contexto, el proyecto ha desarrollado una serie de líneas segregantes, de las cuales las más avanzadas

se encuentran bajo evaluación en ensayos de rendimiento en el ecosistema de sabana, en la Estación Experimental La Libertad (EELL), Villavicencio, Colombia.

Como parte de la estrategia del proyecto arroz del CIAT/CIRAD el número de líneas desarrolladas utilizando el trabajo de mejoramiento poblacional ha crecido de manera paulatina desde 1997, comparado con el número de líneas obtenidas de los cruces. En el 2002 más del 90% de las líneas fijas evaluadas y seleccionadas provienen de las poblaciones que se están trabajando en el método de selección recurrente.

Como parte de la estrategia de apoyo a los países de la región, se crearon y enviaron, además de líneas segregantes, diferentes poblaciones a los programas nacionales (Châtel y Guimarães, 1998). Como socios en esa estrategia se encuentran Bolivia, Brasil y Colombia. Como en Asia, China está interesada en la metodología y en los materiales de secano, se remitieron varias líneas y algunas poblaciones al "Food Crops Research Institute", en la provincia de Yunnan, tal como lo mencionan Tao *et al.* (2000). Además de ese esfuerzo global, algunos países, Cuba por ejemplo, solicitaron poblaciones específicas para problemas locales (Polanco *et al.*, 2000).

Este capítulo tiene como objetivo presentar el empleo de la estrategia de mejoramiento poblacional en algunas de las poblaciones que se manejan en Colombia, y el resultado obtenido con el desarrollo de líneas y los avances logrados por el proyecto colaborativo internacional entre el CIAT y el CIRAD desde el punto de vista del mejoramiento del arroz para el ecosistema de sabana.

CONCEPTOS BÁSICOS

Antes de discutir los avances de ese proyecto se presentan algunos conceptos básicos que se utilizan en el mejoramiento poblacional mediante selección recurrente. Es bien sabido que el método es eficiente para mejorar características cuantitativas y de baja heredabilidad. Para otros tipos de caracteres y de herencias más simples, son más eficientes otras metodologías, aunque el mejoramiento poblacional también funciona como lo indican Borrero *et al.* (2000) en su trabajo para resistencia al virus de la Hoja Blanca. Una de las bondades del método es que, por un lado, permite romper los bloques de ligamiento génicos (Hanson, 1959), que en arroz estuvieron reunidos por años y años de generaciones de selección y autofecundación, y por otra, liberar variabilidad genética por

medio de los ciclos sucesivos de cruzamientos (recombinaciones).

La continua selección de caracteres de interés, generación tras generación, permite acumular los genes favorables de las características bajo mejoramiento (incremento de la frecuencia génica). Por eso se dice que ese método es un proceso paulatino y que los resultados se obtienen a mediano y largo plazo, y que produce mejoramiento genético en las poblaciones. Se ha informado de innumerables ejemplos de la eficiencia del método principalmente para cultivos de polinización abierta como el maíz (Jenkins, 1940) y algunos otros cultivos autogamos como la soja (Guimaraes, 1985; Piper y Fehr, 1987), el trigo (Altman y Busch, 1984), el algodón (Miller y Rawlings, 1967; Meredith y Bridge, 1971), y la cebada (Bajaj *et al.*, 1990).

El hecho de tener un gen recesivo de androesterilidad en la población hace que esta se comporte, en principio, como un cultivo de polinización abierta. En el momento de la floración el polen producido por las plantas fértiles autopoliniza sus flores al mismo tiempo que, de manera natural, poliniza las plantas androestériles presentes a su rededor. Ese proceso permite que se libere una gran cantidad de variabilidad genética, a la vez

que posibilita la combinación de los genes de varios progenitores en una misma población segregante. En general, en las etapas iniciales del proceso de mejoramiento esas poblaciones presentan un alto nivel de segregación para una gran cantidad de características y en la medida que se avanza en el proceso de mejoramiento, algunas características, las de control genético más simple, se fijan de manera más rápida y la población es más uniforme.

Con el objeto de desarrollar variedades y aprovechar la variabilidad genética disponible en cada generación segregante dentro del proceso de mejoramiento poblacional, los fitomejoradores seleccionan plantas fértiles para iniciar el proceso de desarrollo de líneas a través del mejoramiento clásico por el método de pedigrí, el masal o el masal modificado.

En este capítulo se presentan los avances en las evaluaciones de poblaciones e información sobre líneas obtenidas de esta manera.

Parte de este proyecto es el registro y la preservación de las poblaciones existentes en la región. Cada año se llevan algunas poblaciones al campo sólo para cosechar las plantas androestériles recombinadas al azar (mantenimiento de la población).

En la actualidad existen 30 poblaciones registradas en el

catálogo (Châtel y Guimarães, 2000) disponibles para cualquier persona o institución interesada.

EVOLUCIÓN DE LOS TRABAJOS

El objetivo principal del proyecto de mejoramiento poblacional del arroz de secano para el ecosistema de sabana, realizado de manera colaborativa entre el CIAT y el CIRAD, es desarrollar, adaptar y mejorar poblaciones principalmente del grupo *japónica*.

De acuerdo con Taillebois y Guimarães (1989) las primeras poblaciones de arroz de secano existentes en América Latina se crearon en el marco del proyecto entre "Embrapa Arroz e Feijão", Goiânia, Brasil, y el CIRAD (entonces IRAT), durante el período 1984-1990. En 1992 se inicia el proyecto entre el CIAT y el CIRAD, en Colombia, para el cual se introdujeron a ese país desde Brasil las poblaciones CNA-IRAT 5 y CNA-IRAT A.

Las dos poblaciones introducidas se sembraron en la EELL bajo condiciones de suelos ácidos, para determinar el potencial y la adaptación de esos germoplasmas a las condiciones Colombianas. Según los datos de Guimarães *et al.* (1995) la CNA-IRAT A fue la que presentó el comportamiento más esperado. La evaluación indicó que a pesar de tener potencial, esa población no poseía la variabilidad genética deseada

para todas las características prioritarias que busca el proyecto. El paso siguiente fue crear una población de sitio específico, es decir, una población que además de poseer una base genética más amplia, presentara genes de líneas élite seleccionadas localmente y con los caracteres de interés. La constitución y la estrategia de creación de esa nueva población (PCT-4), que se originó de la introducción de variabilidad en CNA-IRAT A, la describen Châtel *et al.* (1997). La PCT-4, a su vez, se utilizó como germoplasma básico para crear la población PCT-11 (Ospina *et al.*, 2000).

Paralela al trabajo de creación de poblaciones se llevó a cabo la estrategia de mejoramiento poblacional del germoplasma introducido. Dos fueron las características prioritarias para la selección en esas poblaciones: resistencia a Piricularia en la hoja y la tolerancia al insecto *Tagosodes orizicolus* Muir (Châtel *et al.*, 1997). Durante los últimos años el mejoramiento poblacional utilizando la selección recurrente se concentró en la PCT-4 y la PCT-11.

Adicional a ese trabajo y con el propósito de generar líneas fijas para distribuirlas a los programas nacionales de la región —uno de los objetivos del proyecto colaborativo de mejoramiento poblacional— este

germoplasma se trabajó como fuente de variabilidad genética. A partir de ellos se generaron líneas segregantes que se mejoraron por el método de pedigree.

ESTRATEGIAS DE MEJORAMIENTO POBLACIONAL

Como es bien sabido el método de selección recurrente es un proceso cíclico continuo que involucra 3 etapas básicas: selección de plantas o familias (unidades de selección); evaluación de las selecciones y recombinación de las mejores plantas o familias (unidades de recombinación). Para mejorar las poblaciones, en este proyecto se han utilizado 2 unidades de selección: plantas S_0 y progenies o familias $S_{0.2}$.

La primera estrategia se basa en la selección recurrente fenotípica o masal en ambos sexos. Las plantas S_0 de cada ciclo de recurrencia son las unidades de selección y al mismo tiempo las de recombinación. Por ello cada ciclo requiere sólo una siembra de la población efectuada en el sitio donde existe la presión para las características que se están buscando.

Cuando se emplea la estrategia que requiere evaluación de familias, las plantas fértiles S_0 se seleccionan durante la estación regular de cultivo en Colombia, o sea de marzo a septiembre en la EELL.

La generación S_0 , se avanza durante el período de octubre a febrero en la Estación Experimental de Palmira (EEP). La semilla $S_{0.2}$ se cosecha en la EEP y se siembra en la EELL durante la estación de cultivo siguiente, y las líneas $S_{0.2}$ se evalúan y comparan con 3 testigos. En general, se utiliza el diseño experimental de bloques aumentados propuesto por Federer (1956) (BAF) y, de esa manera, cada ciclo de recurrencia se completa en 2 años.

Selección recurrente fenotípica en ambos sexos

Las poblaciones PCT-4, PCT-5 y PCT-A se sometieron a 3 ciclos de selección recurrente fenotípica en ambos sexos para las características de resistencia a la Piricularia en la hoja y al Virus de la Hoja Blanca (VHB). La metodología empleada se basó en la evaluación y selección durante todo el desarrollo (desde la germinación hasta la floración) de las plantas que fenotípicamente se comportaron como resistentes a las dos enfermedades. La planta que presentó reacción de susceptibilidad durante cualquier etapa de su desarrollo, se eliminó en ese momento en el campo.

Para que el proceso de mejoramiento poblacional fuera más amplio en sus caracteres, y para que resultara de mayor

interés para los programas nacionales, en el momento de la cosecha de las plantas androestériles se escogieron únicamente aquellas que cumplieron con los requisitos agronómicos mínimos. Dado que sólo las plantas sanas lograron llegar hasta el momento de la cosecha, la selección se basó en los dos sexos, es decir que sólo las plantas fértiles sanas polinizaron las androestériles vecinas, también sanas. Ospina *et al.* (2000) presenta los resultados obtenidos con la utilización de esa estrategia, resultados que permitieron concluir que sólo un ciclo de selección fue suficiente para reducir significativamente el número de plantas enfermas en las poblaciones.

Considerando el desarrollo de líneas y la comparación de estrategias de selección después de 3 ciclos de selección recurrente masal para el VHB, 107 líneas S₂, de las 3 poblaciones, se evaluaron en la EEP en 1999. Los resultados de esas evaluaciones se resumen en el Cuadro 1. Aquí se observa que las 54,2% de líneas originadas de las poblaciones de amplia base genética, y en proceso de mejora mediante selección recurrente, presentan resistencia al VHB. Esos resultados son comparables con los obtenidos por otros programas de mejoramiento que utilizan los métodos clásicos de las plantas autógamas. La diferencia y la ventaja de las líneas generadas por el proyecto

Cuadro 1. Evaluación de la resistencia al Virus de la Hoja Blanca de líneas S₂ de las poblaciones PCT-4, PCT-5 y PCT-A, realizada en la Estación Experimental de Palmira, Colombia, 1999.

Material	Reacción al Virus de la Hoja Blanca (escala 1-9)		
	Resistente (1-3)	Intermediario (5)	Susceptible (7-9)
Líneas S ₂ poblaciones mejoradas	54,2 ¹	42,9	2,8
Líneas de FEDEARROZ ²	59,1	30,6	10,2
Líneas del ICA ²	51,4	4,0	44,4
Líneas del IRRI ²	5,6	4,6	89,7
Colombia 1 (Testigo resistente)	90,3	9,7	0,0
Blue Bonnet (Testigo susceptible)	0,0	3,8	96,2
CICA 8 (Testigo Intermediario)	0,0	86,4	13,6

1. Porcentaje (%) del total de líneas evaluadas.

2. FEDEARROZ es la Federación Arrocera de Colombia; ICA, el Instituto Colombiano Agropecuario e IRRI, el "International Rice Research Institute", Los Baños, Filipinas.

están en su más amplia base genética. Sin embargo, esta afirmación se basa en el número y en el origen de los progenitores involucrados en los cruces que produjeron las poblaciones. En esa etapa del trabajo aún no se dispone de resultados donde se usen herramientas más precisas, como marcadores genéticos, para comparar la base genética de los distintos materiales.

Estos materiales, sometidos al mejoramiento poblacional en el marco del proyecto CIAT/CIRAD, y las líneas derivadas de ellos, están disponibles para que los programas de mejoramiento nacionales utilicen esa variabilidad, pues se logró ganancias para 2 características prioritarias para el cultivo del arroz en América Latina. Durante la estación de cultivo del 2001 las 3 poblaciones mejoradas se sembraron en la EELL y las plantas S_0 se seleccionaron para el desarrollo de líneas mejoradas a través del pedigrí.

Selección recurrente con base en líneas $S_{0:2}$

La PCT-4 es la población de sitio específico creada en Colombia para las condiciones de sabanas de suelos ácidos. Con ella se empleó la estrategia de mejoramiento mediante selección recurrente con base en la evaluación de descendencias o familias $S_{0:2}$. Desde 1995 la PCT-4 se sometió a 3 ciclos de recurrencia utilizando esa

alternativa y dando origen a la población identificada como PCT-4\SA\1\1, SA\1, SA\1 (Ospina *et al.*, 2000).

Aprovechando esa población se efectuaron algunas variantes para desarrollar conocimientos básicos y entender mejor el efecto del proceso de recombinación en poblaciones de arroz. Ospina (2002) desarrolló un trabajo de tesis comparando 2 alternativas, un ciclo de selección y 2 y 3 recombinaciones después de la selección.

Otro estudio en proceso pretende averiguar el posible efecto de recombinaciones sucesivas tras una selección. Para eso se decidió después del primer ciclo de selección recurrente para suelos ácidos (\SA), recombinar 3 veces la población PCT-4 (\SA\3). Las semillas S_0 de la población resultante (PCT-4\SA\3\1) se sembraron en la EELL en el año 2000. Se seleccionaron las mejores 240 plantas fértiles S_0 y se avanzaron a la generación $S_{0:1}$ (semillas $S_{0:2}$) en el 2001 en la EEP. En el 2002 esas 240 líneas $S_{0:2}$ se sembrarán en la EELL utilizando el diseño de BAF con 3 testigos. El resultado de esa selección se va a comparar con la población PCT-4\SA\0\1 y la original.

Para cada ciclo de recurrencia después de la evaluación de las líneas $S_{0:2}$, se seleccionaran 30% de las mejores con base en los

resultados del ensayo. Estas mejores líneas se recombinarán utilizando la semilla remanente de las plantas S_0 , o sea semillas $S_{0.1}$. De esta forma se completarán 3 ciclos de selección recurrente para suelos ácidos.

Una vez se obtengan las poblaciones mejoradas por los 2 métodos (una sola selección seguida de 3 recombinaciones y 3 ciclos seguidos de selección recurrente), se efectuará una comparación del comportamiento de las líneas extraídas de ambas, que permitirá determinar el avance genético obtenido.

DESARROLLO DE LÍNEAS DE LAS POBLACIONES MEJORADAS

La extracción de líneas segregantes de las poblaciones manejadas por selección recurrente en el contexto del proyecto, es parte importante de la estrategia general del trabajo. Para cumplir con ese aspecto se escogen plantas fértiles de todas las posibles fuentes de variabilidad que se presentan durante las etapas del mejoramiento poblacional. Esos genotipos son el punto de partida para el desarrollo de líneas promisorias, futuras variedades y/o progenitores potenciales para los programas nacionales de mejoramiento genético.

Como resultado del trabajo de los 3 últimos años, en el período de siembra de 2001 en la EELL se escogieron 291 líneas

que se avanzaron y seleccionaron por el método clásico del pedigrí. Esos materiales son originarios de diferentes poblaciones y generaciones (Cuadro 2).

Las generaciones avanzadas representan líneas fijas que pasaron por todo el proceso agronómico de selección y evaluación. Las mejores líneas se seleccionaron en EELL y EEP durante los últimos años. En la actualidad algunos de esos materiales se encuentran en ensayos de rendimiento preliminares o avanzados en la EELL.

Ensayos de rendimiento

De manera general, esos ensayos se siembran bajo condiciones de suelos ácidos con una fertilización de 300 kg/ha de cal dolomítica aplicada 30 días antes de la siembra, 177 kg/ha de nitrógeno (59 kg/ha) a los 20, 35 y 45 días después de la siembra respectivamente, 155 kg/ha de fósforo al momento de la siembra, 116 kg/ha de potasio (58 kg/ha) a la siembra y 29 kg/ha a los 20 y 35 días después de la siembra, respectivamente. No se aplica ninguna fumigación química para el control de enfermedades ni para insectos, a no ser que sea estrictamente necesario. El diseño experimental es de bloques al azar con 3 repeticiones. Se evalúan las principales características agronómicas y se

Cuadro 2. Listado del total del número de líneas segregantes evaluadas y provenientes de diferentes poblaciones de arroz de secano dentro del proyecto colaborativo CIAT/CIRAD. Estación Experimental La Libertad (EELL), Villavicencio, Colombia, 2002.

Población	Generación y número de línea						
	S ₁	S ₂	S ₃	S ₄	S ₅	S ₇	S ₉
PCT-A\PHB\1\0, PHB\1, PHB\1, PHB\1							
PCT-4\PHB\1\0, PHB\1, PHB\1, PHB\1							
PCT-5\PHB\1\0, PHB\1, PHB\1, PHB\1							
PCT-4\SA\1\1\1, SA\2\1 PCT-4\SA\5\1							394
PCT-4 Bolivia							
PCT-11 Bolivia							
CNA-7 Bolivia							
PCT-4\SA\4\1						15	
PCT-4\SA\1\1, SA\1\1							
PCT-11\0\0\3						23	
PCT-4\SA\4\1							
PCT-4\0\0\2							
PCT-4\SA\2\1						23	
PCT-4\0\0\0						7	
PCT-11\0\0\1						2	
PCT-4\SA\1\1							
PCT-4\PHB\1\1, PHB\1							178
PCT-A\0\0\0							
PCT-4\0\0\1							

cosechan todas las parcelas para estimar el rendimiento de las líneas.

Durante las estaciones de cultivo entre el 2000 y el 2001, en la EELL se sembraron ensayos de rendimiento. Las líneas más promisorias se compararon con 3

testigos comerciales provenientes del mejoramiento tradicional (*Oryzica Sabana 6*, liberada en 1992; *Oryzica Sabana 10*, liberada en 1994 y 'Línea 30' —CIRAD 409— liberada en el 2002). En esa oportunidad se evaluaron 24 líneas avanzadas

seleccionadas después del primer ciclo de mejoramiento por selección recurrente de la población PCT-4. Los resultados de los dos años muestran un rendimiento de grano que oscila entre 2000 y 3488 kg/ha. Los testigos Oryzica Sabana 10, Oryzica Sabana 6 y CIRAD 409 rindieron 2000, 2633 y 2931 kg/ha, respectivamente.

El análisis conjunto de los dos años muestra que de las 3 mejores líneas identificadas en el año 2000, la PCT-4\SA\1\1>975-M-2-M-3 confirmó su excelente comportamiento, con un rendimiento promedio 19, 32 y 74% más que CIRAD 409, Oryzica Sabana 6 y Oryzica Sabana 10, respectivamente. Su ciclo es igual al testigo más precoz CIRAD 409. Una de las conclusiones del ensayo del año 2000 es que es posible romper la correlación que existe entre precocidad y potencial de

rendimiento, lo cual se confirmó en el ensayo del 2001.

Los datos de la línea PCT-4\SA\1\1>975-M-2-M-3 y de los testigos se presentan en el Cuadro 3. Durante el año 2002 se repitió el ensayo en colaboración con CORPOICA en 5 sitios diferentes: 2 en la EELL y 3 en fincas de la Altillanura.

SELECCIÓN DE LÍNEAS POR LOS PROGRAMAS NACIONALES

Una de las principales características del proyecto CIAT/CIRAD es proporcionar a los fitomejoradores de la región oportunidades para seleccionar en las poblaciones que están bajo proceso de mejoramiento. En el año 2000, con la colaboración de "Embrapa Arroz y Feijão", se organizó el Primer Taller Internacional de Selección de Arroz de Secano en Villavicencio, Colombia. En el año 2002 se realizó el II Taller en

Cuadro 3. Comportamiento de la mejor línea desarrollada a partir de la población PCT-4 en los ensayos de rendimiento conducidos en 2000 y 2001, en la Estación Experimental La Libertad (EELL), Villavicencio, Colombia.

Línea y testigo	Rendimiento (kg/ha)			Floración (No. días)
	2000	2001	Promedio	
PCT-4\SA\1\1>975-M-2-M-3 ¹	3644	3333	3488	71
Línea 30 (CIRAD 409)	2332	3531	2931	71
Oryzica Sabana 6	2140	3126	2633	83
Oryzica Sabana 10	1240	2770	2000	89

1. PCT-4\SA\1\1: nomenclatura para una selección para suelos ácidos seguida de una recombinación, lo cual corresponde a un ciclo de selección recurrente (Châtel y Guimarães, 1997).

Santa Cruz de la Sierra, Bolivia, con la organización a cargo del CIAT-Bolivia. Los objetivos de los eventos fueron:

- Promover la integración de los mejoradores de arroz de secano de la región.
- Compartir experiencias en el manejo de poblaciones segregantes y en el desarrollo de líneas fijas para el ecosistema de sabanas.
- Seleccionar en el campo experimental, líneas para posterior introducción a los respectivos países.
- Capacitar fitomejoradores en el manejo del método de selección recurrente. En este taller participaron 6 países: Argentina, Bolivia, Brasil, Colombia, Cuba y Venezuela.

El Cuadro 4 muestra las selecciones de líneas efectuadas por los investigadores participantes en el I Taller. Según los participantes, se seleccionaron entre 8,8 y 20,6% del total de líneas y Colombia y Brasil seleccionaron un mayor número. Las principales características de las seleccionadas son: precocidad, tipo moderno de planta (poco macollamiento y arquitectura erecta), granos largos y delgados (de especial interés para Brasil), resistencia a Piricularia y elevado potencial de rendimiento.

Ese tipo de evento debe repetirse como parte de la estrategia del proyecto. Es uno de los elementos claves para

Cuadro 4. Número y porcentaje de líneas seleccionadas por los fitomejoradores durante el 'Primer Taller Internacional de Selección de Arroz de Secano', realizado en la Estación Experimental La Libertad (EELL), Villavicencio, Colombia, del 7 al 11 de agosto del 2000.

Generación	Total (No.)	Línea		País					
		Total Media	Selección Porcentaje	Argentina ¹	Bolivia	Brasil	Colombia	Cuba	Venezuela
S ₁	229	11,8	5,1	14	14	10	14	14	5
S ₂	237	6,2	2,6	0	0	8	15	0	14
S ₄	7	1,0	14,3	0	0	1	3	0	2
S ₆	289	64,5	22,0	61	61	52	133	47	33
S ₇	78	9,0	11,5	4	4	20	15	3	8
S ₉	307	45,3	14,8	41	41	66	56	38	30
Total	1147	137,8	12,0	120	120	157	236	102	92

1. Las líneas seleccionadas por Argentina son idénticas a las seleccionadas por Bolivia. Los mejoradores de Bolivia capacitaron a los de Argentina que están iniciando el trabajo con mejoramiento de arroz de secano.

mantener la motivación del grupo; permitir avances en los conocimientos técnicos de los participantes; mantener el proyecto actualizado en las demandas de cada programa nacional; y seleccionar materiales para introducción en los países. Se realizará el III Taller Internacional de Arroz de Secano en Colombia en el año 2003.

EVALUACIÓN DE LA DIVERSIDAD GENÉTICA

De la exploración de la amplia variabilidad genética presente en las poblaciones de selección recurrente, deben resultar variedades con base genética distinta y más amplia a las disponibles en la actualidad en el mercado latinoamericano. Como lo hemos visto, ese resultado debe ocurrir a través de la selección de plantas y de la utilización de métodos como el pedigree, el masal, el masal modificado o de las combinaciones de ellos en todas las etapas del proceso de mejoramiento poblacional.

En ese contexto, el proyecto ha desarrollado una serie de líneas segregantes, de las cuales se evalúan las más avanzadas en ensayos de rendimiento en el ecosistema de sabana colombiano. Tal como ya se presentó, los resultados muestran que es posible romper la correlación entre precocidad y potencial de rendimiento.

El uso de herramientas de biotecnología, como marcadores moleculares, debe permitir evaluar:

- a) La diversidad genética de las líneas desarrolladas a partir de las poblaciones, comparándolas con las variedades comerciales ya existentes en América Latina para el ecosistema de secano.
- b) Conocer la evolución de la diversidad genética a través de los diferentes ciclos de inter-cruzamientos. Esto con el propósito de determinar el número adecuado de recombinaciones de los alelos parentales, tanto durante el desarrollo de las poblaciones como también durante su mejoramiento por selección recurrente.

Para utilizar un ejemplo de la constitución y de la diferencia genética que se espera en los nuevos materiales, cuando estos se comparan con las variedades sembradas en la actualidad en la región, cabe mencionar que la línea PCT-4\SA\1\1>975-M-2-M-3 es originaria de la mezcla de genes de por lo menos 40 progenitores directos (padre y madre) producidos por programas de mejoramiento en diferentes partes del mundo. En Colombia las variedades comerciales que se utilizan como testigos en los ensayos de rendimiento, portan genes de 4 progenitores directos como máximo.

CONSIDERACIONES FINALES

El proyecto de arroz CIAT/CIRAD ha permitido lograr una de las etapas planteadas en su estrategia inicial: desarrollar y poner a disposición de los fitomejoradores de América Latina poblaciones de amplia base genética.

Para conocer mejor el funcionamiento de esa metodología en el cultivo del arroz y para poder capacitar personal de la región, se trabajaron 3 poblaciones en 2 alternativas de selección recurrente, una a través de la masal y otra con base en familias. El germoplasma mejorado proveniente de la aplicación de esas 2 alternativas está disponible como fuente de genotipos con elevada frecuencia de genes favorable para los 2 caracteres sometidos a presión de selección (Pircularia en la hoja y VHB).

Aún se debe trabajar con la posibilidad de generar líneas fijas con base genética distinta a la presente en las variedades comerciales de la región, que es una parte de la idea original del proyecto. Ello se va a realizar buscando ofrecer a los programas nacionales alternativas para que puedan lanzar nuevas y mejores variedades.

La entrega de este material se hará en un futuro cercano a través de nuevos viveros

instalados por el CIAT (viveros de observación del CIAT). Para el desarrollo de esas líneas, como ya se indicó, se aprovecharon todas las etapas del proceso de selección recurrente de donde se trajeron plantas fértiles que se mejoraron a través del pedigree.

En la actualidad, líneas avanzadas de la población PCT-4 que tuvieron a lo largo de los últimos 3 años rendimiento y comportamiento agronómicos superiores a los testigos están en etapa final de evaluación. Una de ellas está superando el rendimiento del mejor testigo en casi 20% y podrá ser liberada por el programa colombiano como alternativa para incrementar los rendimientos y ampliar la base genética.

En los próximos años el proyecto seguirá trabajando con los siguientes propósitos:

- Crear poblaciones de selección recurrente de acuerdo con las demandas de los programas nacionales.
- Continuar mejoramiento de las poblaciones que hoy se manejan en el seno del proyecto.
- Desarrollar y evaluar líneas obtenidas de esas fuentes.
- Compartir líneas avanzadas con los programas de mejoramiento de arroz de secano de diferentes países de la región.

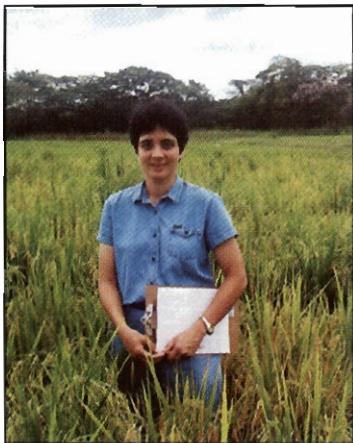
REFERENCIAS

- Altman, D. W. y Busch, R. H. 1984. Random intermating before selection in spring wheat. *Crop Sci.* 24:1085-1089.
- Bajaj, R. K.; Bains, K. S.; Chahal, G. S.; y Khalsa, A. S. 1990. Effect of intermating and selection in barley. *Crop. Improv.* 17:54-58.
- Borrero, J.; Châtel, M.; y Triana, M. 2000. Mejoramiento poblacional del arroz irrigado con énfasis en el virus de la hoja blanca. En: Guimarães, E. P. (ed.). Avances en el mejoramiento poblacional en arroz. Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, Brasil. p. 105-118.
- Châtel, M. y Guimarães, E. P. 1997. Recurrent selection in rice, using a male-sterile gene. 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.
- Châtel, M. y Guimarães, E. P. 1998. Catalogue registration to manage rice gene pools and populations improvement. Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement—Département des cultures annuelles (CIRAD-CA) and Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. CIRAD/CIAT. 62 p.
- Châtel, M. y Guimarães, E. P. 2000. Catalogue registration to manage rice gene pools and populations improvement. 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. 75 p.
- Châtel, M.; Guimarães, E. P.; Ospina, Y.; y Borrero, J. 1997. Utilización de acervos genéticos y poblaciones de arroz de secano que segregan para un gen de androesterilidad. En: Guimarães, E. P. (ed.). Selección recurrente en arroz. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p.125-138.
- Châtel, M.; Ospina, Y.; y Borrero, J. 1997. Recurrent selection breeding, using gene pools and populations with recessive male-sterile gene and conventional breeding. Annual report of the collaborative project between CIRAD, CIAT y FLAR, Cali, Colombia. 65 p.
- Châtel, M.; Ospina, Y.; Rodríguez, F; y Lozano, V. H. 2001. Composite population breeding for upland savannas and lowland rice ecosystems. CIRAD/CIAT Annual Report 2001. 33 p.
- Cuevas-Pérez, F. E.; Guimarães, E. P.; Berrio, L. E.; y González, D. I. 1992. Genetic base of irrigated rice in Latin America and Caribbean, 1971 to 1989. *Crop Sci.* 32:1054-1059.

- Federer, W. T. 1956. Augmented (or hooniaku) designs. *Hawaian Planter's Record* 55:191-208.
- 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, USA. 116 p.
- Guimarães, E. P.; Châtel, M.; Ospina, Y.; y Borrero, J. 1995. Mejoramiento de arroz para suelos ácidos. Informe anual 1993A-1994B. CIAT. 184 p.
- Hanson, W. D. 1959. The break-up of initial linkage blocks under selection mating systems. *Genetics* 44:857-868.
- Jenkins, M. T. 1940. The segregation of genes affecting yield of grain in maize. *Jour. Amer. Soc. Agron.* 32:55-63.
- Meredith, W. R. Jr. y Bridge, R.R. 1971. Break-up 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.
- Montalván, R.; Destro, D.; Silva, E. F. da; y Montaño, J. C. 1998. Genetic base of Brazilian upland rice cultivars. *J. Genet. Breed.* 52:203-209.
- INGER. 1991. Cruzamentos de arroz América Latina. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. Vol. 1. 426 p.
- Ospina, Y.; Châtel, M.; y Guimarães, E. P. 2000. Mejoramiento poblacional del arroz de sabanas. En: Guimarães, E. P. (ed.). Avances en el mejoramiento poblacional en arroz. Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, Goiás, Brasil. p. 241-254.
- Ospina, Y. 2002. Respuesta a la selección y a ciclos de recombinación en la población de arroz (*Oryza sativa* L.) de secano PCT-4. Universidad Nacional de Colombia, Palmira, Colombia. 76 p.
- 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.
- Polanco, R. P.; Châtel, M.; y Guimarães, E. P. 2000. Mejoramiento poblacional del arroz en Cuba: situación actual y perspectivas. En: Guimarães, E. P. (ed.). Avances en el mejoramiento poblacional en arroz. Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, Brasil. p. 131-144.
- Rangel, P. H. N.; Guimarães, E. P.; y Neves, P. de C. F. 1996. Base genética das cultivares de arroz (*Oryza sativa* L.) irrigado do Brasil. *Pesq. Agropec. Bras.* 31(5):349-357.
- Singh, R. J. e Ikehashi, H. I. 1981. Monogenic male-sterility in rice: introduction, identification and inheritance. *Crop Sci.* 21:286-289.
- Taillebois, J. y Guimarães, E. P. 1989. CNA-IRAT 5 Upland rice population. *Int. Rice Res. News.* 14(3):8.

Tao, D.; Hu, F.; Yang, Y.; Xu, P.; y Li, J.
2000. Yunnan, China:
Mejoramiento poblacional de arroz
para rendimiento de granos,
resistencia a Piricularia, tolerancia
a frío y calidad de granos. En:
Guimarães, E. P. (ed.). Avances
en el mejoramiento poblacional en
arroz. Embrapa Arroz e Feijão,
Santo Antônio de Goiás,
Brasil. p. 145-154.

CAPÍTULO 14



Nelly Delgado

Nelly Delgado²

Humberto Rodríguez²

1. Este trabajo contó con el cofinanciamiento del Proyecto S1200000771 del FONACIT (Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación) anteriormente CONICIT, y con el apoyo de la Fundación para la Investigación Agrícola Danac.

2. Investigadores del Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas (INIA). Centro de Investigaciones Agropecuarias del estado Portuguesa. Apartado Postal 102. Acarigua, estado Portuguesa, Venezuela.

Correo electrónico: njdelgado@hotmail.com

Contenido

Resumen

Abstract

Introducción

Estrategia de mejoramiento genético para resistencia a *R. solani*

Criterios para selección de progenitores

Reacción del germoplasma al patógeno *R. solani*

Estrategia de creación de la población

Estrategia de manejo de la población

Resultados esperados

Referencias

RESUMEN

La incidencia y severidad del añublo de la vaina (*Rhizoctonia solani* Khün) ha aumentado en las zonas productoras de arroz de Venezuela por el uso de sistemas intensivos de cultivo. A pesar de que una de las formas de controlar la enfermedad es la utilización de variedades resistentes, no se ha encontrado resistencia completa a este patógeno en el arroz cultivado, en el cual sólo se ha determinado un nivel moderado de resistencia. De entre los métodos de selección utilizados en las plantas autógamas, se optó por la selección recurrente porque las características a mejorar, tales como la resistencia a *R. solani*, el potencial de rendimiento y la calidad de grano, son complejas y de difícil selección. Para escoger los progenitores de la población base se evaluaron diversas líneas élite y variedades comerciales sometidas a presión del hongo *R. solani* y se escogieron las menos susceptibles y las menos emparentadas entre sí. Como progenitores también se seleccionaron otras líneas y variedades comerciales con base en su potencial de rendimiento, calidades molinera y culinaria sin importar el tipo de reacción al patógeno. Para crear la población base se cruzaron los progenitores seleccionados con plantas androestériles del cultivar IR36. Luego se va a retrocruzar la F_1 obtenida con el progenitor recurrente (RC_1), variedad o línea seleccionada, disminuyendo la influencia de IR36 y aumentando el aporte de los progenitores seleccionados. El polen de cada híbrido F_1 se va a utilizar para polinizar el progenitor recurrente creando así una población poli-citoplasmática. Finalmente, para sintetizar la población base se realizará un dialélo completo y sin reciprocos entre los 10 progenitores seleccionados, utilizando la semilla F_2 proveniente de la autopolinización de cada RC_1 . La estrategia de selección que se va emplear incluye la evaluación de la resistencia a *R. solani* en las generaciones S_0 y $S_{0:1}$ y la evaluación de rendimiento y centro blanco a nivel de familias $S_{0:2}$. Con esta metodología se espera obtener una población mejorada que concentre los genes de resistencia a esta enfermedad, y los de buena calidad y alto rendimiento de grano. Con esto se incrementa la probabilidad de obtener líneas mejoradas para estas características al explorar la segregación presente en cada ciclo de recurrencia.

CREATION OF A RICE POPULATION RESISTANT TO *RHIZOCTONIA SOLANI* KHÜN

ABSTRACT

Incidence and severity of rice sheath blight (ShB) caused by *Rhizoctonia solani* Khün, have increased in Venezuelan rice production areas due to the use of intensive cropping system. Planting resistant varieties is one efficient way to control this disease, however there is no complete resistance to this pathogen in cultivated rice, nevertheless, moderate resistance is found. Among the breeding methods currently used in self-pollinated crops, we decided to work with recurrent selection because of the complexity of the characters to be improved (sheath blight resistance along with yield and grain quality). To create the base population we evaluated cultivars and elite lines for ShB resistance. The choice of parents was made based on resistance and relationship among the most resistant materials. Some other lines and cultivars were selected based on their yield potential and good grain quality, independently of their ShB reaction. To synthesize the base population, selected lines and cultivars were crossed to cultivar IR36 male-sterile individuals. The F_1 obtained will be backcrossed (RC_1) to the recurrent parent (selected cultivar or line), to reduce IR36 contribution and increase the gene frequency of the selected parents. To create a multi-cytoplasmic population, pollen from each F_1 hybrid will be used to pollinate its recurrent parent. Finally, to create the base population for ShB resistance, a complete diallel without reciprocal, including the 10 selected parents, will be made using F_2 seeds obtained from RC_1 selves. The strategy for sheath blight selection will include the evaluation of ShB resistance during the S_0 and $S_{0:1}$ generations, leaving yield and grain quality evaluations for the $S_{0:2}$ generation. Using this methodology we expect to bring together genes for ShB resistance and for yield potential and grain quality, increasing the odds to obtain improved lines for these characteristics while exploring the segregation observed during each recurrent cycle.

INTRODUCCIÓN

El añublo de la vaina, causado por el hongo *Rhizoctonia solani* Khün, es una de las enfermedades más importantes del arroz a escala mundial pues ocasiona grandes pérdidas de rendimiento de granos en variedades susceptibles cultivadas en sistemas intensivos de producción, en particular, cuando la infección se presenta en el período de iniciación de la panícula, embuchamiento o inicio de la floración (Sharma y Teng, 1990; Rush y Lee, 1992; Cu *et al.*, 1996).

En los últimos años en Venezuela la incidencia del añublo de la vaina se ha incrementado en las regiones arroceras debido al uso de sistemas de cultivo caracterizados por la utilización de una alta densidad de siembra, aplicaciones abundantes de fertilizante nitrogenado y monocultivo intensivo. Esto, unido a las características saprofíticas, al amplio rango de hospederos del patógeno y a la siembra de variedades susceptibles, ha incentivado su diseminación, establecimiento y persistencia en todas las áreas de producción de arroz (Nass *et al.*, 1995).

La enfermedad causa el debilitamiento general de la planta que a su vez ocasiona su volcamiento. Además afecta el

llenado y peso de los granos, hecho que influye negativamente en el rendimiento y en la calidad molinera (Cu *et al.*, 1996; Rodríguez *et. al.*, 1999).

Las evaluaciones realizadas en los últimos años en fincas arroceras en los estados venezolanos de Portuguesa, Guárico y Barinas han demostrado que la incidencia y la severidad del añublo de la vaina han alcanzado niveles significativos, sugiriendo la necesidad de revisar las estrategias para disminuir su repercusión en la productividad del cultivo (Montealegre, 1993; Cedeño *et al.*, 1998). Una de las estrategias más eficientes, seguras y económicas para el productor incluye la utilización de variedades resistentes o menos susceptibles a la enfermedad. El problema desde el punto de vista del mejoramiento genético es que hasta ahora no se ha detectado resistencia completa al añublo de la vaina del arroz; sólo se han observado diferencias en la reacción de algunos cultivares al patógeno *R. solani*, que podría considerarse una resistencia moderada. El empleo de este tipo de resistencia, combinado con el manejo adecuado de las prácticas culturales, reduce los efectos patológicos sobre el rendimiento de granos del cultivo de arroz al crear condiciones adversas al desarrollo de la enfermedad. Al reducirse la densidad y viabilidad de los

esclerocios en el suelo, se reduce su diseminación e incidencia (Rush, 1983; Marchetti, 1991; Damicone *et al.*, 1993).

En este capítulo se presentan los siguientes aspectos de nuestro trabajo en Venezuela: a) estrategia escogida para la creación de una población de arroz con resistencia al añublo de la vaina sin olvidar otras características importantes en la aceptación comercial de las variedades de arroz; b) etapas que se siguen para implementar la metodología de mejoramiento poblacional vía selección recurrente; y c) expectativas del uso de dicha metodología para ayudar a solucionar el problema en el campo del agricultor.

ESTRATEGIA DE MEJORAMIENTO GENÉTICO PARA RESISTENCIA A *R. SOLANI*

Antes de presentar la estrategia y decidir cuál método de mejoramiento genético se va emplear para desarrollar un germoplasma resistente a la enfermedad, se incluye un resumen de la información relativa al tipo de herencia y del número de factores que están involucrados en la resistencia del arroz al patógeno *R. solani*. Algunos investigadores han observado herencia transgresiva en el cruce de ciertas variedades y han obtenido recombinantes o progenies que poseen mayor resistencia que cualquiera de los

padres, lo que sugiere herencia cuantitativa (Marchetti, 1991; Groth y Nowick, 1992; Graterol *et al.*, 1996). Otros autores indican que la resistencia intermedia de algunas variedades está controlada por genes simples dominantes que segregan de manera independiente (no alélica), pero que podrían brindar resistencia casi completa al reunirlos en una nueva variedad (Pan *et al.*, 1999).

En cuanto al número de factores involucrados en la resistencia en el cruce de variedades resistentes con susceptibles, se han encontrado hasta seis "quantitative trait loci" (QTLs) de resistencia a *R. solani* distribuidos por el genoma. Este hecho es una evidencia del aporte de genes de resistencia tanto del progenitor resistente como del susceptible (Zhikang *et al.*, 1995 y Zou *et al.*, 2000).

Para trabajar con caracteres complejos —como parece ser el control genético del añublo de la vaina— algunos autores han sugerido que el mejoramiento poblacional en arroz es una alternativa eficiente (Fujimaki, 1979; Singh e Ikehashi, 1981; Châtel y Guimarães, 1998). La selección recurrente es una metodología de mejoramiento poblacional diseñada para acumular e incrementar gradual y continuamente la frecuencia de los genes favorables para las características cuantitativas seleccionadas mediante

cruzamientos frecuentes entre individuos superiores seleccionados dentro de poblaciones segregantes. Su objetivo es mejorar el comportamiento promedio de la población, mantener la variación genética para poder realizar selección continua, e incrementar la probabilidad de extraer de las poblaciones mejoradas, líneas superiores (Hull, 1945; Brim y Stuber, 1973; Poehlman y Sleper, 1996; Weyhrich *et al.*, 1998). Así mismo, también ha sido empleada exitosamente en arroz para mejorar caracteres oligogénicos, como indican Borrero *et al.* (2000) para la resistencia al virus de la hoja blanca.

Hasta hace poco tiempo el uso de la selección recurrente para el mejoramiento de poblaciones se había restringido a las plantas alógamas debido, por una parte, al costo asociado con la emasculación y el cruzamiento manual entre las progenies de las plantas seleccionadas, y por otra, al bajo número de semillas producidas por cruzamiento (Brim y Stuber, 1973; Brim y Burton, 1979; Poehlman y Sleper, 1996). A pesar de esto, la presencia de sistemas de esterilidad en algunas especies autógamas ha brindado la oportunidad de adaptar los procedimientos del método a este tipo de cultivos (Brim y Stuber, 1973; Poehlman y Sleper, 1996; Châtel y

Guimarães, 1998). En arroz la androesterilidad genética fue producida e identificada por Singh e Ikehashi en 1981, en un mutante de la variedad IR36 que presenta un gen nuclear recesivo que produce la esterilidad de los granos de polen cuando está en forma homocigota.

Para los objetivos de este trabajo se escogió el mejoramiento poblacional vía selección recurrente, puesto que las características a mejorar —la resistencia al añublo de la vaina en primer lugar, y el potencial de rendimiento de granos y las calidades molinera y culinaria en segundo lugar— son complejas y de difícil selección por los métodos clásicos de mejoramiento de plantas autógamas.

El principal objetivo es crear y acumular en una población de amplia base genética los genes mayores y/o menores de resistencia al añublo de la vaina de las variedades o líneas moderadamente resistentes, así como los genes que las líneas seleccionadas por otras características pudieran aportar. Para ello, en la formación de la población base se utilizarán progenitores de resistencia moderada, independientemente de su potencial de rendimiento y/o calidad molinera y culinaria que, seguramente, aportarán genes favorables a esta característica. Además se buscarán progenitores que

aunque susceptibles, aporten a la población base genes favorables al potencial de rendimiento de granos y las calidades molinera y culinaria. Con esta estrategia se espera incrementar la resistencia al añublo de la vaina de las líneas que se deriven en cada ciclo de selección, garantizando también los niveles adecuados de calidad de grano y rendimiento característicos de una variedad comercial competitiva. Así mismo, el aumento en la resistencia al patógeno contribuirá con la estabilidad del rendimiento y la calidad del grano, pues la condición de estrés que provoca la enfermedad durante la fase de llenado del grano se reduce.

CRITERIOS PARA SELECCIÓN DE PROGENITORES

En la selección de los progenitores para la obtención de la población base se tomaron en cuenta los siguientes factores: adaptación de éstos a las regiones de cultivo del arroz en Venezuela; comportamiento agronómico; rendimiento; calidad de grano; grado de resistencia al añublo de la vaina de los materiales, y relación de parentesco entre líneas y cultivares seleccionados. Tal selección se llevó a cabo con la finalidad de reunir en la población características favorables y complementarias determinadas por genes de origen diverso.

Para la selección de los progenitores que aportarían los genes de resistencia a *R. solani* a la población base se evaluaron 38 materiales —entre líneas élite y variedades de arroz— con inoculaciones artificiales del hongo en condiciones favorables al desarrollo de la enfermedad. Para ello se efectuaron dos experimentos, uno con 18 materiales para variedades comerciales y líneas élite, y otro con 20 para evaluación de introducciones donde la variedad Fundarroz PN-1, común a ambos experimentos, se utilizó como testigo susceptible. De estos materiales se escogieron aquellos que presentaron menor susceptibilidad al patógeno que se midió sobre longitud de la lesión, número de hijos afectados por planta y número de vainas afectadas.

Los genes de adaptabilidad, rendimiento de granos, calidades molinera y culinaria los aportarán variedades comerciales y líneas élite caracterizadas durante varios años en los campos comerciales y ensayos experimentales conducidos en Venezuela. Estas variedades y líneas élite no se seleccionaron por el tipo de reacción que manifestaban posterior a la inoculación con el patógeno *R. solani*, sino con base en su pedigree para así excluir de la población materiales muy emparentados entre sí o con progenitores que aportarían los

genes de resistencia. Se siguieron estos criterios para obtener una población de base genética amplia y con suficiente varianza genética que garantizara el progreso con la selección, tal como la propuso Hallauer y Miranda (1995).

El gen de androesterilidad lo aportará la variedad IR36 desarrollada en el "International Rice Research Institute" (IRRI), Filipinas, y liberada en el año 1976. Por lo menos ocho países de Asia y África cultivaron esta variedad en un área predominante de cultivo entre 1977 y 1988 (<http://www.irri.org/ingertable5>; Peng *et al.*, 2000). Este material presenta un tipo moderno de planta con alto rendimiento de granos, ciclo corto, buena calidad de grano y resistencia a las principales plagas y enfermedades del cultivo del arroz (Peng *et al.*, 2000). Su utilización en la síntesis de las poblaciones de arroz de riego ha sido beneficiosa dado que, además de poseer el gen de androesterilidad, también se introducen otras características agronómicas favorables a las poblaciones desarrolladas para el ecosistema bajo riego (Rangel *et al.*, 2000).

REACCIÓN DEL GERMOPLASMA AL PATÓGENO *R. SOLANI*

El germoplasma de arroz se evaluó en dos experimentos separados. En el primero se

evaluaron variedades comerciales de amplia adaptabilidad y buen potencial de rendimiento de granos, junto con algunas líneas élite que presentan alto potencial de rendimiento, calidades molinera y culinaria (Cuadro 1). En el segundo experimento se evaluaron líneas y variedades de otros países (Cuadro 2) introducidas del banco de germoplasma "Small Grains Collection del United States Department of Agriculture" (USDA), previamente caracterizadas para su reacción ante *R. solani* en Estados Unidos. Ambos experimentos se realizaron en la casa de malla del Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias (INIA) en Portuguesa, Venezuela.

El germoplasma sometido a evaluación se sembró en materas de 20 cm de diámetro sumergido en un tanque de 10 cm de profundidad y cuya altura permitió la inoculación y la evaluación de los materiales de una manera práctica. Se sembraron cinco plantas por cada materia en forma de cruz inoculando la planta del centro. La humedad relativa se mantuvo sobre 70% durante las horas críticas utilizando un sistema de nebulización, para garantizar el micro-ambiente favorable para el desarrollo de la enfermedad.

La inoculación en ambos ensayos se realizó 60 días después de la siembra,

colocando con unas pinzas un esclerocio en el tallo principal de la planta a nivel del cuello de la segunda hoja basal, entre la vaina y el tallo. Las evaluaciones realizadas permitieron:

a) Medir la longitud de la lesión en la vaina foliar inoculada y subsiguientes y contar el número de vainas afectadas por la enfermedad.

- b) Conocer el número de lesiones en la vaina foliar inoculada y subsiguientes.
- c) Establecer el número de hijos enfermos en la planta inoculada (NHE).
- d) Determinar el número total de hijos en la planta inoculada (NHT). Con los valores de NHE y NHT se calculó el índice de hijos o tallos

Cuadro 1. Variedades comerciales y líneas élite de arroz incluidas en el experimento de evaluación de resistencia a *Rhizoctonia solani*.

Variedad/Línea	Origen	Variedad/Línea	Origen
Araure 1	Venezuela	Cimarrón	Venezuela
Araure 2	Venezuela	Fundarroz PN-1	Venezuela
Araure 3	Venezuela	CT10184-2-1-M-1-MI (Danac 1)	Colombia
Araure 4	Venezuela	CNTBR82074-210-1-2-3	Brasil
Fonaiap 1	Venezuela	CT9807-3-5-1-2-M-MI-MC-1C	Colombia
Fonaiap 2	Venezuela	CNARR 4953-8B-BM70A-26-1P (Danac 4)	Brasil
Fonaiap 2000	Venezuela	IR57514-PMI-5-8-1-2 (Danac 5)	Filipinas
Palmar	Venezuela	Oryzica 3	Colombia
Oryzica Llanos 5	Colombia	Barinas 1	Venezuela

Cuadro 2. Variedades comerciales y líneas élitres de arroz introducidas y evaluadas por su reacción a *Rhizoctonia solani*.

Introducción	Origen	Introducción	Origen
BR736-20-3-1	Bangladesh	P 5446-6-6-2-1	Colombia
Dal Kaisha	Bangladesh	Ta Poo Cho Z	China
EMBRAPA Taim 7	Brasil	Jefferson	Estados Unidos
Fedearroz 50	Colombia	New Bonnet	Estados Unidos
CT10179-13-5-M	Colombia	Leah	Estados Unidos
CT10195-52-1-M	Colombia	Bluebelle	Estados Unidos
CT10310-15-9-M	Colombia	RU8703196	Estados Unidos
CT10323-3-2-M	Colombia	Katy	Estados Unidos
CT10323-8-2-M	Colombia	B8703196	Estados Unidos
CT10323-18-3-M	Colombia	San Martín 86	Perú

enfermos (IHE) mediante la relación NHE/NHT x 100, que indica el avance horizontal de la enfermedad.

Los resultados del primer año de evaluación indicaron que existen diferencias entre los materiales por su reacción a *R. solani*. Algunos de ellos presentaron una moderada resistencia al patógeno y se escogieron como progenitores por su aporte de genes de resistencia. Las variedades y líneas élite que tuvieron resistencia moderada con base en los valores de longitud de la lesión y número lesiones fueron:

- Fonaiap 2
- Oryzica Llanos 5
- Palmar
- Oryzica 3
- CT10184-2-1-M-1-MI (Danac-1)
- CNARR4953-8B-BM70A-26-1P (Danac-4)

- IR57514-PMI-5-8-1-2 (Danac 5) (datos no presentados).
- Así mismo, las introducciones que tuvieron resistencia moderada con base en los valores de severidad (Cuadro 3) fueron:
- CT10323-3-2-M
 - Jefferson
 - P 5446-6-6-2-1

Las variedades Palmar y Oryzica 3, y Fonaiap 2 y Oryzica Llanos 5 son líneas hermanas derivadas del mismo cruce que tuvieron comportamiento similar en su reacción al añublo de la vaina, hecho que indica que deben tener genes de resistencia idénticos por descendencia. Por ello, de ambos pares de hermanas se seleccionaron sólo las que han sido variedades comerciales recomendadas en Venezuela como Fonaiap 2 y

Cuadro 3. Promedio de severidad (SEV) al añublo de la vaina de las 20 introducciones de arroz y del testigo susceptible (Fundarroz PN-1) evaluadas para la selección de progenitores para el trabajo de mejoramiento poblacional.

Introducción	SEV	Grupo	Introducción	SEV	Grupo
RU8703196	8,3	a	Bluebelle	6,0	abcd
New Bonnet	7,6	ab	CT10323-8-2-M	5,3	abcd
Leah	7,6	ab	Fundarroz PN-1	5,3	abcd
B8703196	7,6	ab	Fedearroz 50	5,0	bcd
Dal Kaisha	7,6	ab	CT10195-52-1-M	4,6	bcd
Ta Poo Cho Z	7,5	abc	CT10323-18-3-M	4,6	bcd
Katy	7,3	abc	CT10310-15-9-M	4,5	cd
BR736-20-3-1	6,8	abcd	P 5446-6-6-2-1	4,0	de
CT10179-13-5-M	6,5	abcd	CT10323-3-2-M	3,8	de
San Martin 86	6,0	abcd	Jefferson	1,3	e
EMBRAPA Taim 7	6,0	abcd			

Mds = 3.0 Promedio general = 5.9

Palmar. A pesar de que estas dos variedades seleccionadas comparten a CICA 7 como ancestro común, ambas se utilizarán en la obtención de la población base debido a que Palmar ofrece genes de calidad molinera y culinaria que no tiene Fonaiap 2. Es válido anotar que esos genes son diferentes a los que aporta D-Sativa (Cuadro 4). Ni la variedad Jefferson ni las

otras líneas seleccionadas por su resistencia al añublo, CT10184-2-1-M-1-MI (Danac 1), CNARR4953-8B-BM70A-26-1P (Danac 4), IR57514-PMI-5-8-1-2 (Danac 5) y CT10323-3-2-M, tienen ancestros comunes con el resto de los materiales seleccionados, con excepción de CT10323-3-2-M que comparte uno con D-Sativa (Oryzica 1) y otro con CT10184-2-1-M-1-MI (CT8154)

Cuadro 4. Progenitores y abuelos de las variedades y líneas élite seleccionadas para formar parte de la población base.

Variedad/Línea	Progenitor	Abuelo
Fonaiap 1	P 1386/Camponi/Tapuripa	P 1221; P 1238
Fonaiap 2	P 5003/P 1274// P 2060	Colombia 1; P1274; P1217; P1232; CICA 7; P1916
Palmar	CICA 7//CICA 8/Pelita I-1	IR22; P809; CICA 4; IR665; Tetep
Cimarrón	HEBI G11330// Chianung Sen Yu 7/IR1561	IR579; IR747
CT10184-2-1-M-1-MI	CT8154// CT7415/ P4743	P 5601; P 4711; CT6889; TOx1780; P 1274; P1386; Metica 1
CNARR 4953-8B- BM70A-26-1P	IR13146/IR15314//SPRLR75001	IR10776; IR46; IR11738; IR2061; RD1; IR28
CT10323-3-2-M	P 3084/P3844//CT8154	P 1491; P2624; Oryzica 1; P 3568; P 5601; P 4711
IR57514-PMI-5-8-1-2	IR21836//IR43581/Khao Dawk Mali 105	IR18197; IR4570; IR41289;IR41111
Jefferson	B82-761/Rosemont	Vista, Lebonnet; CI9881; PI331511; L201
D-Primera	IR2823/IR5533//IR43	CR94; IR1529; IR1818; IR8; IR8xCarreon; IR8xTetep
D-Sativa	P 3050/Oryzica 1//IR21015	BG90-2; P 2672; Batatais; IR36; IR52
IR36	IR1561/IR1737//CR94	IR579; IR747; IR24; IR1721; CR55; IR8

(Cuadro 4) y que, sin embargo, fue la más resistente después de Jefferson, con un promedio de severidad de 3.8. A pesar de que la línea CT8154 aporta la mitad de la conformación genética de ambas líneas y es quizás la fuente de la resistencia al añublo, dado que estas líneas no comparten progenitores en la otra mitad de su constitución genética, se decidió incluir a ambas en la formación de la población base.

Dentro de la línea

CT10323-3-2-M se seleccionaron las cuatro plantas más resistentes y se obtuvo un masal con el mismo número de semillas de cada planta, semilla que se utilizará en los cruzamientos de obtención de la población base.

Los materiales seleccionados como donantes de genes para rendimiento y/o calidades molinera y culinaria fueron Fonaiap 1, Cimarrón, D-Primera, D-Sativa y Palmar

(Cuadro 5). Estas variedades no tienen relación entre ellas a nivel de abuelos y contribuirán a ampliar la base genética de la población base. Además ellas aportarán genes de adaptabilidad a las condiciones agroclimáticas venezolanas, en particular Cimarrón y Fonaiap 1, que han sido sembradas de manera amplia por un período de 14 y 10 años, respectivamente, en las zonas productoras de arroz de Venezuela.

En resumen, se seleccionaron diez materiales como progenitores de la población base, ocho de ellos correspondientes a variedades o líneas élite, previamente evaluadas por su reacción ante *R. solani*, y dos cuya reacción al patógeno no es conocida pero que se seleccionaron por el aporte de genes de rendimiento y calidad a la población (D-Primera y D-Sativa) que pueden hacer.

Cuadro 5. Variedades y líneas seleccionadas como progenitores de la población base.

Variedad/Línea	Criterio de selección
Fonaiap 1	Potencial de rendimiento, resistencia a Piricularia, calidad culinaria
Cimarrón	Potencial de rendimiento
D-Primera	Potencial de rendimiento y resistencia a Piricularia,
D-Sativa	Potencial de rendimiento, calidades molinera y culinaria, resistencia a Piricularia,
Palmar	Resistencia al añublo, calidades molinera y culinaria
Fonaiap 2	Resistencia al añublo, resistencia a Piricularia,
Jefferson	Resistencia al añublo, calidades molinera y culinaria
CT10323	Resistencia al añublo de la vaina
CT10184	Resistencia al añublo de la vaina
IR57514	Resistencia al añublo de la vaina
IR36	Donante del gen de androesterilidad, resistencia a Piricularia,

Para conocer el comportamiento de todos los progenitores seleccionados ante este patógeno, en la actualidad se están evaluando los dos últimos materiales.

Al final de este proyecto se espera contar con una población con suficiente variabilidad genética que concentre genes diversos de resistencia a *R. solani*, rendimiento y calidades molinera y culinaria, que permita la ganancia con la selección y la obtención de poblaciones y líneas mejoradas para las características trabajadas.

ESTRATEGIA DE CREACIÓN DE LA POBLACIÓN

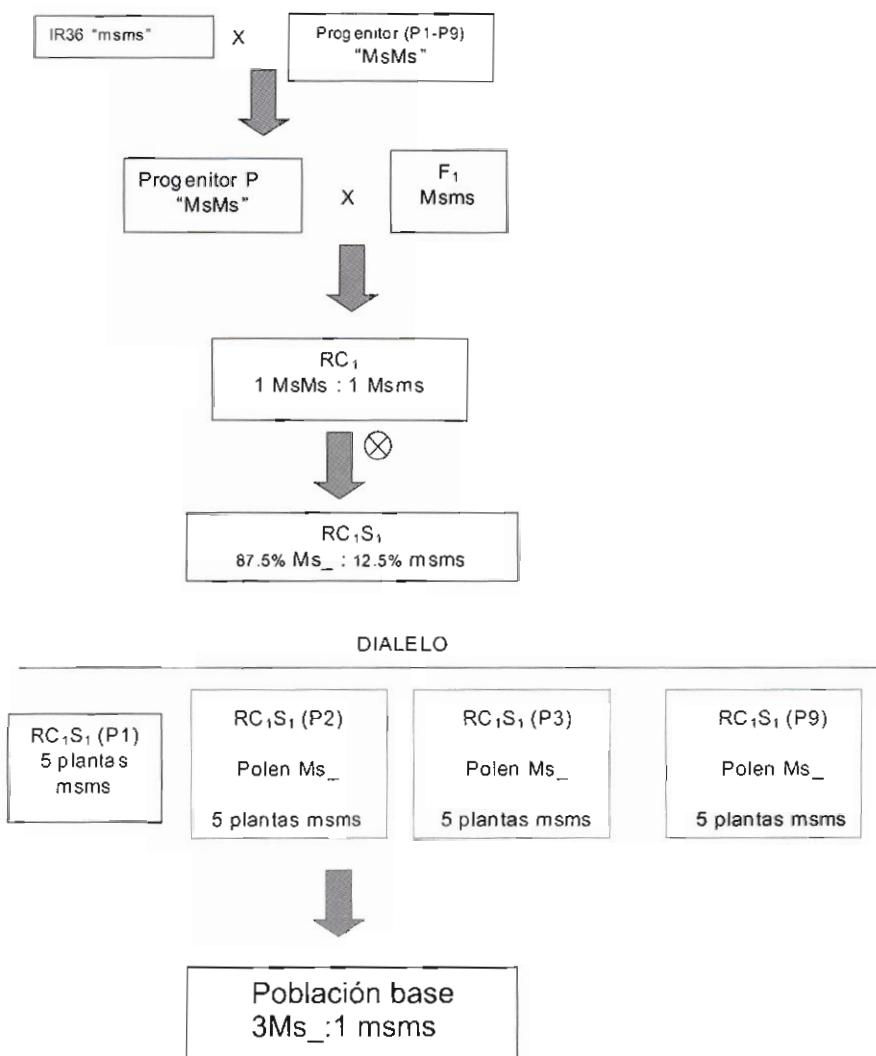
Existen diferentes maneras de sintetizar una población básica que se someterá al mejoramiento poblacional vía selección recurrente. El proceso de creación se caracteriza por una serie de cruzamientos entre los progenitores y la fuente del gen de androesterilidad, seguido de unos retrocruzamientos para disminuir el aporte de la fuente de androesterilidad, según sugieren Rangel *et al.* (2000). La estrategia que se utilizará en la creación de nuestra población base se presenta en la Figura 1.

Las variedades o líneas seleccionadas se cruzarán con las plantas androestériles de la variedad IR36 para obtener una F, que será retrocruzada (RC_1) con el progenitor recurrente

(variedades o líneas) para aumentar la participación del mismo en la población. Cada F₁ se utilizará como progenitor masculino, mientras que la variedad o línea será el progenitor femenino o receptor del polen para así diversificar la fuente del citoplasma (Brim y Stuber, 1973; Rangel y Neves, 1997; Borrero *et al.*, 1997). Las semillas RC, obtenidas se multiplicarán por autofecundación y la semilla RC_1S , se utilizará en el proceso de recombinación.

Algunos autores han propuesto que se realicen varios ciclos de recombinación antes de comenzar la selección para romper los bloques de ligamiento y las asociaciones genéticas negativas entre caracteres (Meredith y Bridge, 1971; Brim y Stuber, 1973; Fehr, 1993). Otros autores, sin embargo, han señalado que la recombinación génica no aumenta con los ciclos de cruzamientos intra-poblacionales, y observan que las líneas más rendidoras de los ciclos avanzados de cruzamientos en trigo y soya fueron similares en rendimiento a las mejores líneas derivadas de poblaciones con un solo ciclo de recombinación (Altman y Busch, 1984; Guimarães y Fehr, 1989). Así mismo, en arroz no hubo cambios en la variabilidad genética a medida que se incrementaban los ciclos de recombinación. Por ello no es necesario adelantar más que un

Figura 1. Pasos que se deben seguir en la creación de la población. Cada etapa del esquema se realiza en un semestre del año, es decir, que para completar un ciclo de selección recurrente se requieren dos años.



ciclo de recombinación antes de empezar la etapa de selección (Ospina *et al.*, 1997). En este trabajo sólo se hará un ciclo de recombinación antes de iniciar la etapa de mejoramiento poblacional. Con este propósito se hará el cruzamiento utilizando

un dialélico completo y sin recíprocos de todas las RC₁S₁ (10X9) que darán origen a 45 cruces. De éstos se tomará semilla en igual proporción para crear la población INDA-Rs 1\0\0\0. Los cruzamientos manuales se harán

en tres bloques de 15 RC₁S₁, cada uno; sembrando dos hileras de 10 m por cada RC₁S₁, y polinizando las plantas estériles de una RC₁S₁ con el polen de las plantas fértiles de las RC₁S₁ restantes. El cronograma de trabajo para la obtención de la población base se presenta en el Cuadro 6.

ESTRATEGIA DE MANEJO DE LA POBLACIÓN

Para preservar las propiedades genéticas de la población base y de las mejoradas se tomará una muestra de por lo menos 200 plantas de acuerdo con la recomendación de Geraldi y Souza Jr. (2000). La estrategia de selección recurrente que se empleará (Figura 2) se describe a continuación:

- a) Se eliminarán de la población base (S₀) las plantas androestériles que resulten altamente susceptibles y el resto se cosechará. La inoculación se hará con

25 cm³/m² de arroz colonizado por el hongo *R. solani*, aplicado al voleo sobre el suelo 60 días después de la siembra (dds). Este método se seleccionó con base en los resultados experimentales obtenidos en las parcelas de arroz irrigado en el campo experimental del INIA-Portuguesa, realizado paralelamente a la evaluación del germoplasma antes expuesta. El objetivo era obtener un método de inoculación útil para la evaluación y selección de plantas o familias, en poblaciones de selección recurrente que minimizara el riesgo de escapes. Con esta metodología de inoculación, que además resultó muy práctica, el 94% de las plantas inoculadas manifestaron síntomas típicos de la enfermedad 35 días después de la inoculación, 5% más de incidencia que en las inoculaciones realizadas con esclerocios.

Cuadro 6. Cronograma de trabajo para obtener la población base INIA-Rs 1000 con genes de resistencia a *R. solani*.

Actividad	Período de ejecución			
	Semestre II 2002	Semestre I 2003	Semestre II 2003	Semestre I 2004
Obtención de la F ₁	X	-	-	-
Obtención del RC ₁	-	X	-	-
Obtención del RC ₁ S ₁	-	-	X	-
Síntesis de la población base (Dialelo)	-	-	-	X

- b) En la generación $S_{0:1}$, se multiplicará la semilla de las plantas seleccionadas de la población base (S_0) y al mismo tiempo se evaluará la incidencia y el avance vertical de la enfermedad para seleccionar aquellas que tengan la menor frecuencia de individuos altamente susceptibles. Una parte de la semilla de las familias $S_{0:1}$ seleccionadas se guardará para posterior recombinación, y otra, se utilizará en la evaluación de familias $S_{0:2}$.
- c) Las familias $S_{0:2}$ se sembrarán en experimentos repetidos en los cuales se evaluará el rendimiento y las calidades molinera y culinaria, caracteres de menor heredabilidad cuya ganancia con la selección aumenta a medida que se utilizan familias constituidas por individuos más emparentados entre sí (Morais, 1997).

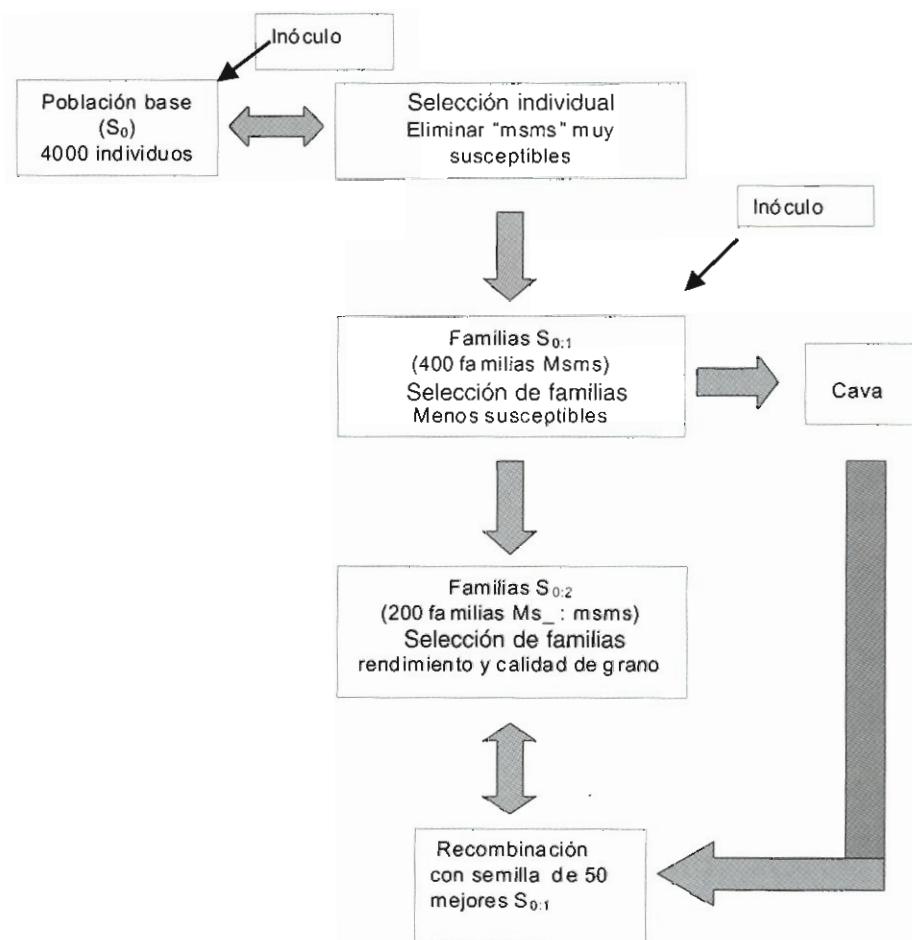
El añublo de la vaina se manifiesta en el cultivo aproximadamente 60 días después de la siembra, lo cual permite seleccionar en ambos sexos antes de la floración. De otro lado, como el transplante de las plantas seleccionadas a los bloques de cruzamiento en esta fase del ciclo podría limitar la producción de semilla, la estrategia de utilizar polen seleccionado sobre plantas androestériles seleccionadas implicaría un mayor empleo de

recursos y podría resultar impráctico. Con el esquema propuesto la selección masal se hace sólo en el progenitor femenino ya que no se controla la fuente de polen, pero con el propósito de aumentar la ganancia con la selección, se aprovecha la generación de multiplicación de semilla ($S_{0:1}$) para una nueva evaluación de la resistencia a *R. solani*. Esta evaluación no se pospone para la $S_{0:2}$ porque la presencia de la enfermedad podría interferir con los otros objetivos de selección de nuestro trabajo como son el rendimiento y las calidades culinaria y molinera. Estos caracteres no se podrían expresar en su mejor ambiente, es decir libres del patógeno, y disminuiría la capacidad de selección.

RESULTADOS ESPERADOS

La resistencia a *R. solani* es una característica compleja afectada por el ambiente y por la baja heredabilidad. No se ha encontrado resistencia completa a este patógeno pero sí resistencia parcial. Al utilizar el mejoramiento poblacional vía selección recurrente como metodología de mejoramiento genético para esta característica, se espera concentrar los genes favorables provenientes de diferentes fuentes en una población, incrementando la posibilidad de obtener o derivar

Figura 2. Pasos planificados para la selección recurrente utilizando resistencia a *Rhizoctonia solani*. Cada etapa del esquema se realiza en un semestre del año, es decir que para completar un ciclo de selección recurrente se requieren dos años.



líneas menos susceptibles a las que actualmente existen en el mercado después de algunos ciclos de mejoramiento de la población.

A pesar de que no conocemos ningún estudio que haya evaluado la existencia o inexistencia de correlaciones negativas entre la resistencia a

R. solani y caracteres como el rendimiento y la calidad de grano, suponemos que éstas no existen. Tal suposición obedece al hecho de que variedades como Palmar y Jefferson combinan la excelente calidad de grano y el buen rendimiento con la menor susceptibilidad a este patógeno. Se espera poder combinar esa

resistencia con las características de alto potencial de rendimiento y buena calidad de grano, pendientes de esas correlaciones para asegurar la obtención de todas las características de interés.

La ganancia que se pueda tener con los ciclos de selección en cuanto a la reacción a *R. solani* dependerá principalmente de la habilidad para manejar el ambiente de selección y en la selección de los individuos (genotipos) en realidad menos susceptibles.

El primer aspecto puede manejarse hasta cierto punto al someter las poblaciones a inoculaciones artificiales durante la época de lluvias en condiciones de alta densidad de población y buen suministro de nitrógeno.

En cuanto al manejo apropiado del segundo aspecto, es importante conocer la dosis y la forma de aplicación del inóculo para garantizar el mejor muestreo de la población, evitando el escape de plantas que pudieran incluirse en la población mejorada por no manifestar síntomas de la enfermedad pero que de haber sido inoculadas, serían moderadamente resistentes. En este sentido se cuenta con la información previa de un ensayo de evaluación de métodos de inoculación que se validará en una segunda oportunidad, previo al inicio del primer ciclo de selección recurrente.

El éxito de poder combinar la resistencia a *R. solani* con el alto potencial de rendimiento y la buena calidad de grano dependerá de la eficiencia que se muestre en la selección en tandem. Como ya se mencionó, se propone seleccionar por resistencia a nivel de la población base (plantas S_0) y de la $S_{0.1}$, por calidad de grano y rendimiento en la $S_{0.2}$. Se tendría mayor éxito en la selección en la medida que no exista correlación negativa entre dichos caracteres.

Con el manejo adecuado de estos aspectos y con la seguridad de contar con genes de resistencia diversos, además de genes para alto potencial de rendimiento y calidad de grano no correlacionados con los primeros, se espera tener buen progreso con la selección en los próximos años.

REFERENCIAS

- Altman, D. W. y Busch, R. H. 1984. Random intermating before selection in spring wheat. *Crop Sci.* 24:1085-1089.
- Borrero, J.; Ospina, Y.; Guimarães, E. P.; y Châtel, M. 1997. Ampliación de la base genética de los acervos de arroz, mediante la introducción de variabilidad. En: Guimarães, E. P. (ed.). Selección recurrente en arroz. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 55-66.

- Borrero, J.; Châtel, M.; y Triana, M. 2000. Mejoramiento poblacional del arroz irrigado con énfasis en el virus de la hoja blanca. En: Guimarães, E. P. (ed.). Avances en el mejoramiento poblacional en arroz. Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, Goiás, Brasil. p. 105-118.
- Brim, C. A. y Stuber, C. W. 1973. Application of genetic male sterility to recurrent selection schemes in soybeans. *Crop Sci.* 13:528-530.
- Brim, C. A. y Burton, J. W. 1979. Recurrent selection in soybeans II. Selection for increased percent protein in seeds. *Crop Sci.* 19:494-498.
- Cedeño, L; Nass H.; Carrero, C.; Cardona, R.; Rodríguez, H.; y Alemán, L. 1998. *Rhizoctonia oryzae-sativae* agente causal de la mancha agregada del arroz en Venezuela. *Interciencia* 24(4):248-251.
- Châtel, M. y Guimarães, E. P. 1998. Selección recurrente con androesterilidad en arroz. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Publicación CIAT No. 246, Cali, Colombia. 70 p.
- Cu, R. M.; Mew, T. W.; Cassman, K. G.; y Teng, R. S. 1996. Effect of sheath blight on yield in tropical, intensive rice production system. *Plant Dis.* 80:1103-1108.
- Damicone, J. P.; Patel, M. V.; y Moore, W. F. 1993. Density of sclerotia of *Rhizoctonia solani* and incidence of sheath blight on rice fields in Mississippi. *Plant Dis.* 77:257-260.
- Fehr, W. R. 1993. Principles of cultivar development. Theory and Technique. Vol. 1. Iowa State University Press. 536 p.
- Fujimaki, H. 1979. Recurrent selection by using genetic male sterility for rice improvement . *JARQ* 13(3):153-156.
- Geraldi, I. O. y de Souza Jr, C. L. 2000. Muestreo genético para programas de mejoramiento poblacional. En: Guimarães, E. P. (ed.). Avances en el mejoramiento poblacional en arroz. Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, Goiás, Brasil. p. 9-20.
- Graterol, E.; Borges, O.; Nass, H.; y Salih, A. 1996. Herencia transgresiva para la resistencia a *Rhizoctonia* spp en poblaciones segregantes de arroz (*Oryza sativa* L.). Investigación Agrícola. Vol. 1. 8 p. <http://www.redpav-fpolar.info.ve/danac/volumen1/art3/index.html>
- Groth, D. E. y Nowick, E. M. 1992. Selection for resistance to sheath blight through number of infection cushions and lesion type. *Plant Dis.* 76:721-723.
- Guimarães, E. P. y Fehr, W. R. 1989. Alternative strategies of recurrent selection for seed yield of soybean. *Euphytica* 40:11-120.
- Hallauer, A. R. y Miranda, J. B. 1995. Quantitative genetics in maize breeding. Second edition. Iowa State University Press. 468 p. <http://irri.org/ingertable5>
- Hull, F. 1945. Recurrent selection for specific combining ability in corn. *Journal of the American Society of Agronomy* 37:134-145.
- Marchetti, M. A. 1991. Quantification of the relationship between sheath blight severity and yield loss in rice. *Plant Dis.* 75:773-775.

- Meredith, W. R. y Bridge, R. R. 1971. Breakup of linkage blocks in cotton, *Gossypium hirsutum* L. Crop Sci. 11:695-698.
- Montealegre, F.A. 1993. Presencia del añublo de la vaina en Colombia y el exterior. Arroz 42:34-48.
- Morais, O. P. de. 1997. Tamaño efectivo de la población. En: Guimarães, E. P. (ed.). Selección recurrente en arroz. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 25-44.
- Nass, H. A.; Cedeño, L.; Carrero, C.; Cardona, R.; Rodríguez, H.; y Alemán, L. 1995. *Rhizoctonia solani* AG1-IA importante patógeno del arroz (*Oryza sativa*) en Venezuela. (Resumen). Rev. For. Venez. 1:142-143.
- Ospina, Y.; Borrero, J.; Guimarães, E. P.; y Châtel, M. 1997. Ciclos de intercruzamiento y variabilidad genética en poblaciones de arroz. En: Guimarães, E. P. (ed.). Selección recurrente en arroz. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 45-53.
- Pan, X. B.; Rush, M. C.; Sha, X. Y.; Xie, Q. J.; Liscombe, S. D.; Stenina, S. R.; y Orad, J. H. 1999. Major gene non-allelic sheath blight resistance from the rice cultivars Jasmine 85 y Teqing. Crop Sci. 39:338-346.
- Peng, S.; Laza, R. C.; Visperas, R. M.; Sanico, A. L.; Cassman, K. G.; y Khush, G. S. 2000. Grain yield of rice cultivars and lines developed in the Philippines since 1966. Crop Sci. 40:307-314.
- Poehlman, J. M. y Sleper, D. A. 1996. Breeding field crops. Fourth edition. Iowa State University Press, Ames, USA. 494 p.
- Rangel, P. H. y Neves, P. C. F. 1997. Selección recurrente aplicada al arroz de riego en Brasil. En: Guimarães, E. P. (ed.). Selección recurrente en arroz. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 79-97.
- Rangel, P. H.; Zimmermann, F. J. P.; y Fagundes, P. R. R. 2000. Mejoramiento poblacional del arroz de riego en Brasil. En: Guimarães, E. P. (ed.). Avances en el mejoramiento poblacional en arroz. Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, Goiás, Brasil. p. 65-86.
- Rodríguez, H. A; Nass, H.; Cardona, R.; y Alemán, L. 1999. Alternativas para controlar el añublo de la vaina causado por *Rhizoctonia solani* en arroz. Fitopatol. Venezolana 12 (1):18- 21.
- Rush, K. G. 1983. Rice sheath blight: A major rice disease. Plant Dis. 67(7):829-832.
- Rush, M. C. y Lee, F. N. 1992. Sheath blight. En: Webster, F. y Gunnell, P. (eds.). Compendium of rice diseases. APS press, Minnesota, EUA. p. 22-23.
- Sharma, N. R. y Teng, P. S. 1990. Effect of rice growth stage on sheath blight (ShB) development and yield loss. IRRN 15(6):20.
- Singh, R. J. e Ikehashi, H. I. 1981. Monogenic male-sterility in rice: introduction, identification and inheritance. Crop Sci. 21:286-289.

- Weyhrich, R. A.; Lamkey, K. R.; y Hallauer, A. R. 1998. Effective population size and response to S_1 -progeny selection in the BS11 maize population. *Crop Sci.* 38:1149-1158.
- Zhikang Li; Pinson, S. R.; Marchetti, M. A.; Stansel, J. W.; y Park, W. D. 1995. Characterization of quantitative trait loci (QTL's) in cultivated rice contributing to field resistance to sheath blight (*Rhizoctonia solani*). *Theor. Appl. Gen.* 91:382-388.
- Zou, J. H.; Pan, X. B.; Chen, Z. X.; Xu, J. Y.; Lu, J. F.; Zhai, W. X.; y Zhu, L. H. 2000. Mapping Quantitative trait loci controlling sheath blight resistance in two rice cultivars (*Oryza sativa* L.). *Theor. Appl. Gen.* 101 (4):569-573.

PARTE III

TESIS

CAPÍTULO 15



César Pompilio Martínez

Progreso Genético para Calidad de Grano de Arroz (*Oryza sativa L.*) mediante Selección Recurrente

César Pompilio Martínez¹

Silvio James Carabalí²

Jaime Borrero³

Myriam Cristina Duque⁴

James Silva³

1. Investigador del proyecto arroz del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), A. A. 6713, Cali, Colombia.

Correo electrónico: C.P.Martinez@cgiar.org

2. Estudiante de Posgrado de la Universidad Nacional de Colombia.

3. Asistente de Investigación del proyecto arroz del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), A. A. 6713, Cali, Colombia.

4. Consultora estadística del proyecto Arroz del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), A. A. 6713, Cali, Colombia.

Contenido

Resumen

Abstract

Importancia y calidad del arroz

Base genética y heredabilidad de los caracteres de calidad

Selección recurrente para el mejoramiento de la calidad

Materiales y métodos

Evaluación de la calidad de grano

- Longitud de grano (LG)
- Centro blanco (CB)
- Temperatura de gelatinización (TG)

Ciclos de selección seccurrente

- Primer ciclo de selección recurrente
- Segundo ciclo de selección recurrente

Resultados preliminares y discusión

Comentarios finales y planes futuros

Referencias

RESUMEN

En el año 2000 se inició un programa de mejoramiento poblacional en la Estación Experimental del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) en Palmira, Valle, Colombia, con el fin de estudiar el efecto de ciclos de selección recurrente en la calidad de grano del arroz (centro blanco, longitud del grano y temperatura de gelatinización). Se utilizaron dos poblaciones (PCT-6 y PCT-8) con diferentes antecedentes genéticos desarrolladas para las condiciones de riego de América Latina Tropical. Los criterios de selección tuvieron en cuenta las preferencias de los consumidores de la región. Las dos poblaciones iniciales partieron de una constitución genética distinta. Los resultados preliminares al término del primer ciclo de selección recurrente indicaron diferencias significativas en la respuesta a la selección impuesta dentro de cada población y entre poblaciones. Aunque la selección impuesta aumentó la proporción de plantas con las características deseadas, las dos poblaciones originales respondieron en forma distinta. Sin embargo, la PCT-6 respondió más favorablemente a la selección que la PCT-8. Las ganancias genéticas entre ciclos de selección se estimarán al final del segundo ciclo en el 2002. Los conceptos de estabilidad y aceptabilidad se introdujeron para mejorar la selección para temperatura de gelatinización.

GENETIC PROGRESS TOWARDS RICE GRAIN QUALITY THROUGH RECURRENT SELECTION

ABSTRACT

A population improvement programme, aimed at studying the effect of recurrent selection on grain quality—specifically white centre, grain length and gelatinization temperature—was begun in 2000, at the International Center for Tropical Agriculture (CIAT for Spanish) experiment station in Palmira, Valle del Cauca, Colombia. We used two populations, PCT-6 and PCT-8, with different genetic backgrounds and developed for irrigated conditions in tropical Latin America. Selection criteria took into account the preferences of the region's consumers. Preliminary results at the end of the first recurrent selection cycle indicated significant differences in selection response both within and between populations. Although selection increased the proportion of plants with desirable traits, the two original populations responded differently, with PCT-6 responding more favourably than PCT-8. Genetic gain among selection cycles will be estimated after the second cycle finishes in 2002. Concepts of stability and acceptability were introduced to improve selection for gelatinization temperature.

IMPORTANCIA Y CALIDAD DEL ARROZ

El arroz es un alimento esencial en la dieta de la tercera parte de la población mundial. Su producción y consumo se concentran en Asia en donde se cultiva y consume más del 90% del grano a nivel mundial (David, 1991). Las 148 millones de hectáreas sembradas en el mundo producen cerca de 590 millones de toneladas métricas de arroz cáscara al año. El arroz, que se cultiva en una gran diversidad de sitios bajo diversas condiciones climáticas, de suelos y sistemas de producción, está sujeto a muchos estreses bióticos y abióticos que varían según la localidad (IRRI, 1993). El consumo *per capita* y las preferencias de los consumidores por determinado tipo de arroz también varían de región a región (Webb, 1991).

La dinámica de la producción arrocera y los factores que la afectan son muy cambiantes. La adopción de variedades mejoradas y de técnicas más eficientes de producción trajo consigo autosuficiencia en algunas regiones, pero otras aún no lo son. Hossain (1996) considera que el impresionante incremento en la producción de arroz en los últimos 25 años es muy difícil de sostener. Según Pingali *et al.* (1997) en Asia se observa una desaceleración en el suministro de arroz pues el crecimiento anual de la

producción fue de 1,7% entre 1985 - 1993, inferior al 3,2 y 3,0% observado entre 1975 y 1985 y anterior a 1975. Entre los factores responsables por esta desaceleración se tienen los atribuibles a los precios del arroz y los ocasionados por la intensificación de la producción. En algunas regiones asiáticas se observa una reducción en el consumo *per capita*, pero en forma global se estima que la oferta debe aumentarse en 50 - 60% en los próximos 25 años para satisfacer la demanda (Pingali *et al.*, 1997).

Según Sanint y Wood (1998) en América Latina se obtuvieron avances significativos en la producción de arroz en las últimas tres décadas convirtiéndola casi en autosuficiente. Los consumidores se han beneficiado por la reducción en los precios; el consumo *per capita* subió de 10 kilos en los años veinte a 30 kilos en los noventa. El arroz se ha convertido en la fuente más importante de calorías y proteínas para el 20% de la población con los ingresos más bajos, además de que suministra más calorías a la dieta que el trigo, el maíz, la Yuca o la papa.

No obstante que el desarrollo de variedades con buena calidad de grano ha sido un objetivo importante de los programas de mejoramiento, hoy en día su relevancia es mucho mayor. Esto se debe a varios

factores, entre otros: cambios observados en la tecnología disponible para la producción de arroz; mejoras en la infraestructura rural; crecimiento económico; cambios en el poder adquisitivo del consumidor y diversificación de los patrones alimenticios (Pingali *et al.*, 1997). Incluso en diversas circunstancias y escenarios el consumidor está dispuesto a pagar un precio más alto por determinada calidad y tipo de arroz. Hossain (1996) considera que la demanda de los consumidores por arroz de mejor calidad podría también influir en la disminución de la producción.

Diferentes características de la calidad de grano del arroz determinan en gran parte el precio en el mercado y su aceptación. Si al consumidor no le gusta el sabor, la textura, el aroma, la apariencia o la facilidad en la cocción y procesamiento de una nueva variedad, cualquier otra característica sobresaliente que posea pierde valor (IRRI, 1985).

El significado de la calidad de grano varía de una región a otra, y depende de las exigencias establecidas por el mercado internacional, las costumbres étnicas, los usos, etc. La calidad del arroz que demanda una comunidad determinada puede ser inaceptable para otra y, aún dentro de un mismo país pueden existir distintas apreciaciones respecto a la calidad. Las

preferencias y gustos de las comunidades asiáticas son diferentes a las de América Latina (Martínez y Cuevas, 1989).

En el mercadeo del arroz su apariencia, brillo y grado de blancura son muy importantes. Los industriales y molineros prestan especial atención al porcentaje de granos enteros, en tanto que los procesadores de alimentos enfatizan características asociadas con el procesamiento de los mismos. Para los nutricionistas la calidad nutricional es más relevante y por último, los consumidores demandan una diversidad de tipos de arroz (Webb, 1991).

BASE GENÉTICA Y HEREDABILIDAD DE LOS CARÁCTERES DE CALIDAD

Con el incremento de la oferta de arroz, la globalización de la economía y los cambios en el poder adquisitivo y en los patrones alimenticios y en las condiciones de trabajo, etc., los consumidores se han tornado más exigentes en cuanto a la calidad de grano, en especial en lo referente a la apariencia y calidad culinaria. Por otra parte los fitomejoradores efectúan cruzamientos entre variedades que difieren bastante en sus características de grano, haciendo menos predecible y más difícil la selección por calidad (Pingali *et al.*, 1997).

La calidad del arroz está dada por un conjunto poligénico

de características que se afectan con factores ambientales, manejo del cultivo e interacciones resultantes de estos (Wrigley y Morris, 1997). La calidad de grano puede considerarse desde varios puntos de vista: apariencia externa del grano; calidad molinera; calidad de cocción; calidad nutricional y calidad relacionada con el procesamiento de alimentos. En este trabajo nos referiremos a longitud del grano (LG), presencia de centro blanco (CB) y temperatura de gelatinización (TG), teniendo en cuenta las preferencias de los consumidores en América Latina que incluyen arroz de grano largo, delgado, translúcido con un contenido intermedio de amilosa, seco y suelto después de la cocción.

La LG del arroz es la medida en milímetros del grano; su tamaño es altamente heredable en la mayoría de los ambientes. La LG y la forma del grano se fijan excepcionalmente temprano en las generaciones segregantes. La forma y la LG se heredan de manera cuantitativa. Según Jennings *et al.* (1981) la LG en la F₁ es intermedia entre la de sus progenitores y las segregaciones transgresivas para granos más largos y más cortos son comunes en la generación F₂.

El CB en el grano se refiere a la presencia de zonas opacas dentro del endospermo, que ocurren en el arroz no glutinosos por la falta de compactación de

las partículas de almidón y proteínas en las células (IRRI, 1985). Los granos de almidón en las áreas afectadas son esféricos y poco compactos, en contraste con los granos poliedros compactos característicos de las áreas translúcidas (Martínez y Cuevas, 1989).

Estudios sobre CB en India y Estados Unidos interpretaron este carácter como monogénico recesivo (*wc wb*), mientras que en otros el CB parece ser un carácter dominante. Investigaciones posteriores sugirieron que un sistema multigénico interactuaba con factores ambientales, lo que parece más posible (Chang y Somrith, 1979).

La apariencia y el grado del CB en el grano está bajo control génico, aunque ciertos factores ambientales afectan de manera parcial su expresión. Los granos de una misma panícula pueden diferir en opacidad. Algunas variedades, como IR22, no presentan CB en ningún ambiente mientras que otras, como CICA 4, tienen endospermo claro en algunos ambientes y mucho CB en otros. La variedad IR8 y otras presentan CB en casi todos los ambientes (Jennings *et al.*, 1981).

Torres (2001) evaluó 13 variedades comerciales liberadas en Colombia, Costa Rica y Venezuela y 37 líneas avanzadas en las localidades colombianas de Palmira, Santa Rosa, Ibagué,

Saldaña y Montería y encontró que esta última tuvo mayor capacidad de discriminación entre genotipos y ejerció la mayor presión para CB. A su turno Saldaña y Santa Rosa mostraron una presión intermedia y tuvieron una capacidad de discriminación similar para este carácter. En Ibagué y Palmira el CB fue bajo por lo que éstas localidades resultan sitios inadecuados de evaluación para efectos de selección por CB.

Choi (1979) encontró que el endospermo sin CB fue dominante sobre el endospermo opaco, y que en la generación F_1 , el ovario tuvo un mayor efecto sobre la opacidad que el polen. Guo *et al.* (1982) encontraron que el CB en algunos cruzamientos se comportó como un carácter controlado por poligenes, con efecto dominante.

La TG es la temperatura requerida para iniciar la hinchazón de los granos del almidón o la temperatura en la cual los gránulos se hinchan irreversiblemente en el agua caliente (Khush *et al.*, 1979), y se clasifica como alta, baja e intermedia. La genética de la TG del almidón de arroz presenta un panorama complicado según se desprende del análisis de los trabajos de diferentes autores que utilizaron poblaciones distintas.

Arroces con TG alta han resultado de cruces entre variedades con TG intermedia y

baja; variedades con temperatura intermedia y alta producen tipos con TG intermedia y alta; algunos cruzamientos entre variedades con TG alta y baja tienen segregantes con temperatura alta, intermedia y baja (Beachell y Stansel, 1963).

En estudios de Hsieh y Wang (1988) se encontró que la herencia de la TG fue bastante diferente dependiendo de los progenitores que intervienen en el cruzamiento. El cruce entre padres con TG alta por baja resultó en TG alta, mientras que en el cruce entre las clases intermedia y baja hubo segregación. Además se encontró que la TG alta se controló por genes dominantes con efectos aditivos. Los cruzamientos en los cuales un padre tiene TG alta siempre producen segregantes F_2 con alta TG (Jennings *et al.*, 1981).

En estudios de TG en arroz Masajo (1971) encontró que la heredabilidad estimada por regresión del promedio de la generación F_3 sobre el índice promedio de la F_2 , estuvo entre el 76% y 96%. Los estimativos de la generación F_3 obtenidos del análisis de varianza fueron de 94% y 97%.

SELECCIÓN RECURRENTE PARA EL MEJORAMIENTO DE LA CALIDAD

Los recursos genéticos vegetales constituyen la fuente imprescindible de genes para el

mejoramiento de los cultivos. Mediante la recombinación de alelos favorables en variedades mejoradas los fitomejoradores han podido incrementar la productividad de los cultivos, mejorar su calidad y reducir los costos de producción.

La selección recurrente es un método de mejoramiento poblacional que permite el incremento de la frecuencia de los alelos favorables, además de favorecer múltiples recombinaciones entre progenitores genéticamente distantes y permitir la ampliación de la base genética del germoplasma mejorado (Châtel y Guimarães, 1997).

Una de las razones que justifica el mejoramiento poblacional es la dificultad que existe para desarrollar germoplasma con alto potencial de rendimiento, resistencia o tolerancia a problemas bióticos y abióticos, buena adaptación y excelente calidad de grano. Los progenitores no mejorados casi siempre están poco adaptados a las condiciones locales y cuando se involucran en cruces producen descendientes inferiores que se eliminan en las etapas de selección. El mejoramiento poblacional permite utilizar las mismas fuentes minimizando esos problemas ya que sus genes se mezclan en las poblaciones, y el proceso de acumulación gradual de los alelos favorables permite utilizarlos sin

tener efectos negativos asociados a la descendencia (Guimarães, 2000).

La acumulación gradual de los alelos favorables también se presenta cuando se utilizan progenitores mejorados con los cuales los programas de mejoramiento genético de arroz disponen de otra alternativa para manejar la presión constante de liberar variedades superiores. La utilización de esa estrategia ayudará a formar recombinaciones de alelos favorables que permitan fijar y obtener con más rapidez ganancias genéticas significativas en calidad de grano en las poblaciones PCT-6 y PCT-8.

Los objetivos de este capítulo son presentar la evaluación de dos poblaciones originales y un ciclo de selección recurrente para calidad de grano en cada una de ellas; observar el progreso genético obtenido; y comparar el efecto de los ciclos en términos de ganancia genética para calidad de grano.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los ensayos se realizaron en la Estación Experimental del CIAT en Palmira, (EEP), Departamento del Valle del Cauca, Colombia, a 3° 30' Latitud Norte y 76° 30' Longitud Oeste, y a una altura de 965 msnm, con temperatura media de 24°C y precipitación anual de 1000 mm. En enero del 2000 se realizó una

evaluación preliminar de las poblaciones PCT-6, PCT-7, PCT-8 y GPCT-9 utilizando muestras de 1000 a 1500 plantas por población. Una vez observadas las cuatro poblaciones en cuanto a sus características agronómicas y variabilidad genética, se seleccionaron las poblaciones PCT-6 y PCT-8 por presentar mayor variabilidad y mejor tipo de planta en términos de altura, macollamiento, tallos y vigor. En esta etapa no se evaluaron las características de calidad de grano.

Los materiales se sembraron en semilleros y entre los 25 y 30 días de edad las plántulas se transplantaron al sitio definitivo en un lote previamente rastrillado y preparado en agua. La distancia de transplante fue de 0,3 m entre surcos y entre plantas y el control de malezas fue químico y manual. La fertilización se efectuó de acuerdo con el análisis químico de suelo: se aplicaron 60 kg/ha de P_2O_5 usando como fuente Superfosfato Triple (SPT); 60 kg/ha de K_2O usando como fuente Cloruro de Potasio (KCl); 120 kg/ha de N usando como fuente la Urea y 4 kg/ha de $ZnSO_4$ como fuente de Zn.

Las poblaciones seleccionadas se designaron según la propuesta de Châtel y Guimarães (1995): el prefijo "P" significa población, seguido y sin espacio de las iniciales de la institución CIAT "CT", un guión "-" y un número consecutivo. Los caracteres para los cuales se ha seleccionado la población se designaron con los acrónimos del sistema de evaluación del IRRI. Estos y los ciclos de recombinación (antes y después de la selección) se separan con una barra oblicua "\". En nuestro caso las iniciales CG de las poblaciones significan la selección para "Calidad de Grano" y la "F" al final de la nomenclatura indica la selección de plantas fértiles en una población.

La población PCT-6\0\0\0 se creó en el CIAT en 1995 para el ecosistema de riego tropical mediante la incorporación en la población IRAT-MANA de nueve materiales, muchos de los cuales no se habían utilizado antes en el programa de mejoramiento de arroz de riego de ese Centro. La PCT-6 es una población con buen potencial de rendimiento, buen tipo de planta, precoz y con buena variabilidad genética en términos de grano largo a extra largo (Martínez *et al.*, 1997).

La PCT-8\0\0\0, población de riego tropical, se desarrolló en el CIAT en 1995, mediante la incorporación de seis líneas de diferentes orígenes en la población CNA-IRAT 4\2\1. La población PCT-8 presenta buena variabilidad agronómica, plantas con buen tipo de grano (largo y medio) y buen potencial de rendimiento (Martínez *et al.*, 1997).

EVALUACIÓN DE LA CALIDAD DE GRANO

Longitud del grano (LG)

La metodología utilizada para la evaluación de LG es la propuesta por Martínez y Cuevas (1989). Se descascaran 5 gramos de semilla de arroz de cada planta y se pulen durante 15 minutos. Luego se limpian en un tamiz y se colocan sobre una base de fondo oscuro; se escogen al azar cinco granos que se miden con una regla graduada en milímetros y se obtiene un promedio de la longitud de los cinco granos. La escala de evaluación indica que los granos con longitud promedio en milímetros, menor a 5,5, se clasifican como cortos (C); entre 5,6 y 6,5 medios (M); entre 6,6 y 7,5 largos (L); y por encima de los 7,5 extra largos (EL).

Centro blanco (CB)

La evaluación para CB se realizó según la metodología propuesta por Martínez y Cuevas (1989). Se colocó una muestra de 3 a 5 gramos de arroz pulido de cada planta sobre una base de fondo oscuro; se tomaron al azar cinco granos que se

evaluaron de acuerdo con una escala ordenada de cero a cinco y por último se obtuvo un promedio ponderado que representa el grado de CB de la muestra.

En el Cuadro 1 se ilustra cómo se obtienen los valores de CB.

Temperatura de gelatinización (TG)

La temperatura de gelatinización se estima indirectamente mediante el grado de dispersión alcalina según la metodología propuesta por Martínez y Cuevas (1989). Se toman 10 granos pulidos y se distribuyen de manera uniforme en una caja pequeña de plástico que contiene 10 ml de una solución de KOH al 1,7% y que se deja en reposo durante 23 horas en una incubadora a 30°C. Los granos con TG baja se disuelven completamente; el endospermo de clase intermedia se dispersa parcialmente y los de temperatura alta no se afectan por el álcali. La dispersión alcalina se determina con base en una escala ordinal que va de 1 hasta 7 (Cuadro 2).

Cuadro 1. Ejemplo para obtener los valores de centro blanco (CB). El valor '0' indica granos sin CB o translúcidos y el '5' opacos.

Calificación (Ci)	0	1	2	3	4	5	Promedio Ponderado CB
No. de granos (Ni)	3	-	1	1	-	-	1,0

$$\text{Promedio Ponderado} = (\sum Ni Ci) / \sum Ni$$

Cuadro 2. Calificación de la temperatura de gelatinización (TG) según Martínez y Cuevas (1989).

Dispersión alcalina (grado)	Forma del grano	Calificación de la TG	Temperatura (°C)
1	Inalterado	Alta	74 – 80
2	Hinchado		
3	Hinchado y fisuras leves		
4	Agrietado, halo blanco	Intermedia	69 – 73
5	Abierto, formando masa		
6	Desintegrado	Baja	63 - 68
7	Desintegrado, se observa únicamente el embrión		

CICLOS DE SELECCIÓN RECURRENTE

Los ciclos de selección recurrente se basan en la selección de plantas fértiles S_0 . Esta es una evaluación para calidad y posterior recombinación de las plantas seleccionadas de acuerdo con los criterios establecidos para las características LG, CB y TG.

Primer ciclo de selección recurrente

La población PCT-6\0\0\0 se sembró en la EEP en el primer semestre del 2000. Se marcaron cerca de 300 plantas androestériles en la época de la floración y en la época de la cosecha se tomaron al azar 216 plantas fértiles S_0 y todas las plantas androestériles marcadas. Se hizo lo mismo con la población PCT-8\0\0\0, de la cual se cosecharon 257 plantas fértiles S_0 y todas las plantas androestériles.

Las plantas androestériles de cada población se mezclaron en igual proporción para representar el ciclo cero (C0) en las poblaciones PCT-6\0\0\0 y PCT-8\0\0\0, y la semilla se almacenó para posterior evaluación.

Evaluación. Se envió al laboratorio de calidad de grano una muestra de las semillas S_1 cosechadas de las plantas fértiles S_0 en cada población para evaluarle LG, CB y TG. El resto se almacenó para posterior recombinación una vez terminado el ciclo de evaluación.

Selección. Una vez evaluadas las semillas S_1 en el laboratorio y de acuerdo con los parámetros descritos anteriormente, se realizó una selección de materiales con una estrategia jerárquica. El primer criterio de selección fue la variable CB y se aceptaron materiales con una calificación de CB<1. Los valores superiores se

rechazaron sin importar su calificación para LG o TG. El segundo criterio de selección fue LG: se aceptaron materiales con LG largo (L) y extra largo (EL), sin importar la TG. El tercer criterio de selección fue TG con el cual sólo se descartaban materiales con TG alta (A), sin segregación. De acuerdo con este esquema de selección en la población PCT-6\0\0\0 se seleccionaron 106 materiales S₁ y en la población PCT-8\0\0\0 se escogieron 111 materiales S₁ que reunían las características de calidad de grano deseadas.

Recombinación. La semilla S₁ remanente de cada planta S₀ seleccionada después de la evaluación en el laboratorio de calidad se mezcló en igual proporción para formar las poblaciones sin recombinar (PCT-6\CG\0\0F y PCT-8\CG\0\0F). La mezcla balanceada de cada población se sembró en el segundo semestre del 2000 en la EEP. Para su recombinación se sembraron 1500 plantas aproximadamente en dos épocas de siembra con un intervalo de 15 días. En la floración se marcaron las plantas androestériles y al final del ciclo se cosecharon para realizar una mezcla balanceada de semilla y completar el primer ciclo (C1) de selección recurrente para calidad de grano y producir las poblaciones PCT-6\CG\1\0F y PCT-8\CG\1\0F. Parte de la semilla se almacenó para

posterior evaluación y el resto de semilla se sembró de nuevo para iniciar el segundo ciclo de recurrencia.

Segundo ciclo de selección recurrente

En el primer semestre del 2001 se inició el segundo ciclo de selección recurrente de ambas poblaciones siguiendo los mismos pasos del C1. Se sembró la semilla correspondiente al C1 de selección de las poblaciones PCT-6\CG\1\0F y PCT-8\CG\1\0F y se cosecharon al azar 300 plantas fértiles S₀, en cada población.

Evaluación. Se llevaron al laboratorio de calidad de grano del CIAT las semillas S₁ para el análisis de LG, CB y TG.

Selección. Una vez evaluados los materiales la selección se realizó mediante la estrategia de selección jerárquica con los mismos criterios utilizados en el anterior ciclo de selección. Ello permitió identificar 136 materiales S₁ de la población PCT-6\CG\1\0F y 68 S₁ de la PCT-8\CG\1\0F.

Recombinación. Una vez identificados los materiales seleccionados se realizó una mezcla balanceada con la semilla remanente para constituir las poblaciones PCT-6\CG\1\0F, CG\0 y PCT-8\CG\1\0F, CG\0 sin recombinar. Cada población se sembrará en el primer semestre de 2002 en la EEP, para su

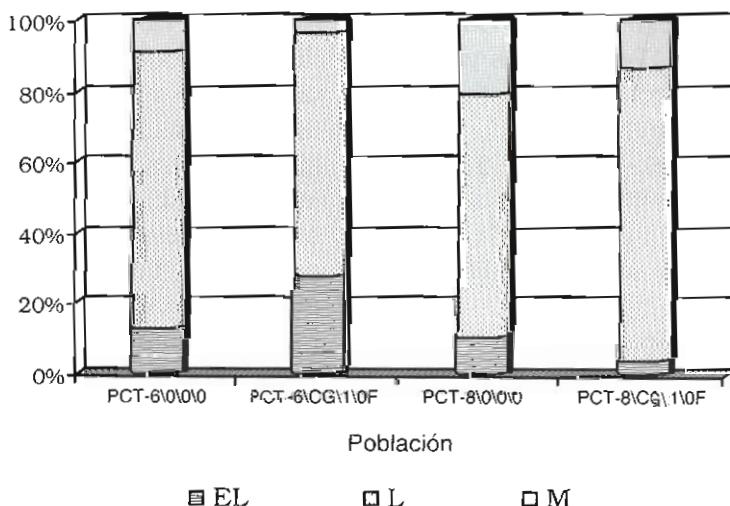
recombinación. Se sembrarán cerca de 1500 plantas de cada población y se seguirá el mismo procedimiento ya utilizado en el ciclo anterior para constituir el segundo ciclo (C2) de selección recurrente para calidad de grano en ambas poblaciones. Las poblaciones se denominarán PCT-6\CG\1\0F,CG\1 y PCT-8\CG\1\0F,CG\1, respectivamente.

RESULTADOS PRELIMINARES Y DISCUSIÓN

Longitud de grano (LG). Los consumidores de arroz en América Latina prefieren granos largos y delgados, así que el criterio utilizado fue seleccionar individuos que se encontraban en las categorías largo (L) y

extra largo (EL). En la población PCT-6\0\0\0 el 13% de los materiales presentó grano EL; el 78% grano L y el 9% grano medio. Después de un ciclo de selección se encontró que en la población PCT-6\CG\1\0F el porcentaje de individuos con grano EL, L y medio fue de 28,4%, 68,2% y 3,4%, respectivamente. El análisis de Chi-cuadrado indicó diferencias altamente significativas al 0,001% entre estas dos poblaciones para este carácter. Al realizar la selección en el C1 se observa que se redujeron significativamente los porcentajes de granos medios (M) y L, aumentando la proporción de EL en comparación con el ciclo inicial (Figura 1).

Figura 1. Porcentaje de individuos con longitud de grano extra largo (EL), largo (L) y medio (M) en los dos ciclos de selección de las poblaciones PCT-6 y PCT-8.



En la población PCT-8\0\0\0 se encontró que el 10,6% de los individuos tenía grano EL, el 68,6% grano L y 20,8% grano M. Al realizarse el C1 de selección se encontró que en la población PCT-8\CG\1\0F la distribución de individuos con grano EL era de 3,8%; con grano L de 83% y con grano M 13,2% (Figura 1). La prueba de Chi-cuadrado indicó que hubo diferencias altamente significativas al 0,001% para LG. Un ciclo de selección recurrente incrementó el porcentaje de granos L disminuyendo el porcentaje de granos EL y M.

Esto significa que las dos poblaciones PCT-6 y PCT-8 respondieron en forma diferente a la selección realizada lográndose un mayor progreso en la población PCT-6 (Figura 1). Tal resultado puede atribuirse a la diferente constitución genética de las dos poblaciones, como lo presentan Martínez *et al.* (1997).

Centro blanco (CB). En la población PCT-6\0\0\0 los valores de CB oscilaron entre 0 y 3,8 con una media de 0,8 y en la PCT-6\CG\1\0F entre 0 y 3,6 con una media de 0,4. En ambos casos los valores se concentraron por debajo de la media de su respectiva población. En la población PCT-8\0\0\0 los valores de CB variaron entre 0 y 4 con un promedio de 1 y en la PCT-8\CG\1\0F entre 0,2 y 3 con una media de 0,8. En ambas la concentración de valores se

presentó por debajo de la media de sus respectivas poblaciones.

Para el análisis de las poblaciones se realizó una clasificación de materiales de acuerdo con la escala de calificación de CB, en la cual sólo se aceptaron materiales con $CB \leq 1$. De acuerdo con esto se observó que en la población PCT-6\0\0\0 el 63% de los materiales tuvo $CB \leq 1$, y que en la PCT-6\CG\1\0F el 85% de los mismos tuvo $CB \leq 1$. El análisis de Chi-cuadrado indicó diferencias altamente significativas al 0,001% para ($CB \leq 1$ vs. $CB > 1$), lo cual confirma que se logró un aumento de la proporción de materiales con $CB \leq 1$ en el C1. Esto representa una ganancia de selección para este carácter en la población PCT-6 (Figura 2).

La población PCT-8\0\0\0 presentó 56% de materiales con $CB < 1$ mientras que la PCT-8\CG\1\0F presentó 66%. El análisis de Chi-cuadrado indicó diferencias significativas al 0,005% para ($CB \leq 1$ vs. $CB > 1$) que indica que la proporción de individuos con $CB < 1$ aumentó en el C1. Se presentaron ganancias para CB en esta población pero en menor magnitud que en la PCT-6 (Figura 2).

Al comparar los ciclos iniciales (C0) de las poblaciones PCT-6\0\0\0 y PCT-8\0\0\0 se observa que el porcentaje de individuos con $CB \leq 1$ es similar, con un 7% superior para la

primera. Sin embargo, al comparar las dos poblaciones al final del C1 (PCT-6\CG\1\0F vs. PCT-8\CG\1\0F) se observa mejor ganancia en individuos con CB<1 en la PCT-6, 22% contra 10%, respectivamente (Figura 2). Esto sugiere que el progreso obtenido depende en buena parte de la constitución genética de la población.

Temperatura de gelatinización (TG). Es importante considerar que ésta se estimó indirectamente mediante el grado de dispersión alcalina en la escala 1 a 7. En la población PCT-6\0\0\0 los grados de dispersión encontrados se distribuyeron entre 2 y 7 con una mayor concentración de granos en los grados 5 (30%) y 7 (47%), lo que indica que 54% de los granos de la población inicial

presentaban TG baja y un 35% presentaban TG intermedia (Figura 3A).

Después de un ciclo de selección se encontró que en la PCT-6\CG\1\0F los grados de dispersión alcalina estuvieron igualmente distribuidos entre 2 y 7 con una concentración mayor de granos en los grados 5 (17%) y 7 (56%). Un ciclo de selección en la población PCT-6 incrementó el porcentaje de granos en el grado 7 y disminuyó el porcentaje en el grado 5, lo cual indica una ganancia de selección en TG para esta población (Figura 3B).

En la población PCT-8\0\0\0 (Figura 3C) los valores de dispersión se distribuyeron entre 2 y 7 con una concentración mayor en el grado 5 (50%) y 4 (15%). Esto indica que 65% de

Figura 2. Porcentaje de individuos con centro blanco menor o igual a 1 y centro blanco mayor a uno en los dos ciclos de selección de las poblaciones PCT-6 y PCT-8.

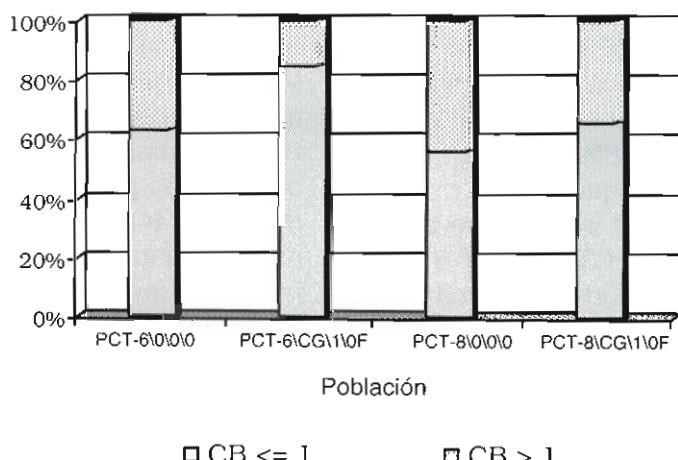
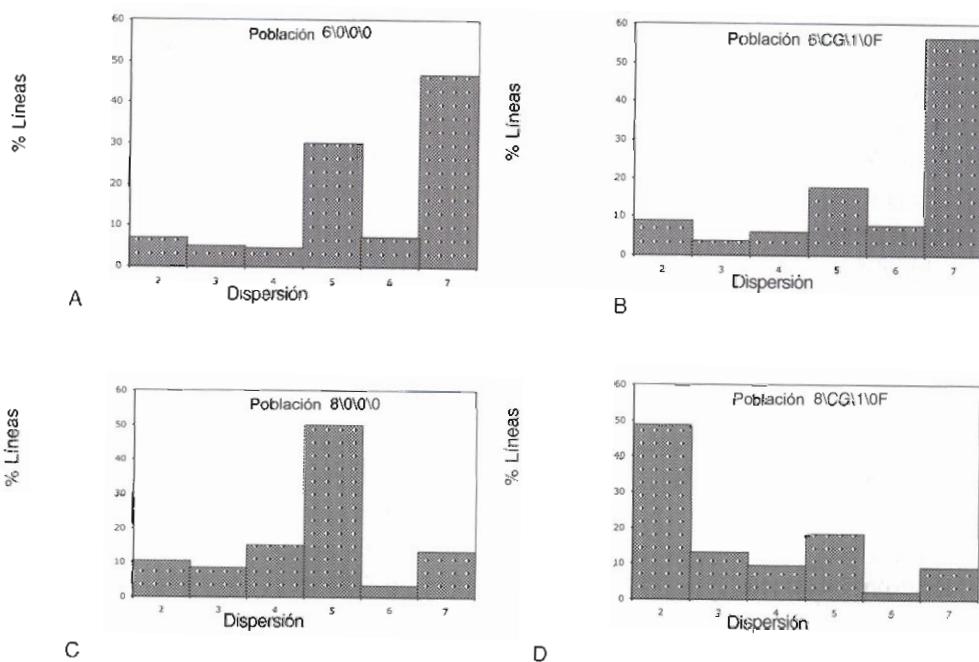


Figura 3. Porcentaje de granos en los grados de dispersión alcalina en los dos ciclos de las poblaciones PCT-6 y PCT-8.



los granos de la población presentaban TG intermedia, y que el resto se distribuyó en los grados extremos 2 (10%) y 7 (13%). Finalizado el primer ciclo de selección la distribución de los granos en la población la PCT-8\CG\1\0F cambió de manera drástica concentrándose en los de dispersión 2 (49%) de TG alta y 5 (18%) con TG intermedia (Figura 3D).

Los datos indican que las poblaciones PCT-6 y PCT-8 respondieron de manera diferente a la selección por TG. Si se tiene en cuenta que los consumidores prefieren arroz con TG intermedia o baja (grados 4 a 7) se sabe que la PCT-8 respondió en forma negativa pues se pasó de una

mayor concentración en los grados 5 (intermedia) en la población original a una mayor en el grado 2 (alta) en el C1.

Es bien conocido que factores ambientales, genéticos y su interacción influyen en la expresión de la TG (Wrigley y Morris, 1997). Cabe mencionar que las poblaciones PCT-6 y PCT-8 partieron de una constitución genética distinta (Martínez *et al.*, 1997). En nuestro caso la selección jerárquica impuesta —en donde la escogencia de los individuos por TG fue el tercer criterio en orden de importancia— también pudo restringir la selección de los individuos e influir en la respuesta observada en las poblaciones, lo

mismo que la constitución genética de la población y la interacción genotipo x medio ambiente.

La temperatura ambiental juega un papel importante. Granos con TG intermedia están sujetos a cambiar su expresión en función de la temperatura ambiental durante la floración y llenado del grano del arroz (Beachell y Stansel, 1963; Martínez y Cuevas, 1989). Además estos dos últimos autores sugieren que los granos con TG intermedia son los más susceptibles a los cambios de temperatura en esta época crítica. Fue por ello que en la selección de plantas fértiles en las poblaciones estudiadas se presentaron distintos patrones de segregación por TG para los 10 granos evaluados en las progenies derivadas de tales plantas fértiles (Cuadro 3).

Para la selección de materiales con base en la TG la escala ordinal de 1 a 7 (Cuadro 2) fue insuficiente para explicar y clasificar con claridad los materiales de acuerdo con su comportamiento. Con base en estas consideraciones se involucraron los criterios de aceptabilidad y estabilidad con los cuales se realizó el análisis de simulación sobre todos los valores posibles de esta variable para ayudar a la selección de materiales en cada uno de los diferentes ciclos. Ello debe tomarse como un aporte

metodológico a los trabajos de calidad de grano en arroz para que se usen parámetros constantes y definidos en el análisis.

La aceptabilidad del material está dada por la regla que exige seleccionar materiales con valores de TG baja. Por ello se propuso aceptar el material cuando en siete (7) granos o más de los 10 a evaluar se encontraran valores en la categoría TG baja (6-7) o intermedia (4-5).

La estabilidad está dada por la regla que determina que las dos categorías menos frecuentes (menor cantidad de semilla en esas categorías) deben tener cada una valores máximo de dos, con excepción de la distribución '7' en TG bajo, '0' TG intermedia y '3' TG alto. Lo contrario se considera inestable. El criterio de estabilidad se aplica cuando el material haya cumplido previamente con la condición de aceptabilidad. El cumplimiento de las dos condiciones (aceptabilidad y estabilidad) lleva a la selección de un genotipo (Cuadro 3). Con esta nueva estrategia se realizaron los análisis de las dos poblaciones y sus ciclos de selección recurrente.

En la población PCT-6\0\0\0 se observó que el 81,5% de los materiales estaba dentro del criterio aceptable (Figura 4). Una vez realizado el primer ciclo de selección se observó que en la

Cuadro 3. Criterios de estabilidad propuestos para la selección de plantas previamente calificadas como aceptables en temperatura de gelatinización. (Evaluados 10 granos por material).

Bajo ¹	Intermedio	Alto	Estabilidad
7	0	3	Estable
8	0	2	Estable
7	1	2	Estable
6	2	2	Estable
5	3	2	Inestable
4	4	2	Inestable
3	5	2	Inestable
2	6	2	Inestable
1	7	2	Estable
0	8	2	Estable
9	0	1	Estable
8	1	1	Estable
7	2	1	Estable
6	3	1	Inestable
5	4	1	Inestable
4	5	1	Inestable
3	6	1	Inestable
2	7	1	Estable
1	8	1	Estable
0	9	1	Estable
10	0	0	Estable
0	10	0	Estable
9	1	0	Estable
1	9	0	Estable
8	2	0	Estable
2	8	0	Estable
7	3	0	Inestable
3	7	0	Inestable
6	4	0	Inestable
4	6	0	Inestable
5	5	0	Inestable

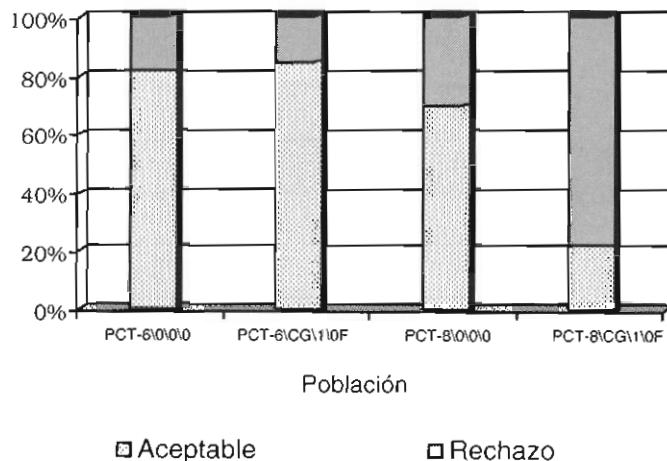
1. Número de granos en cada categoría.

población PCT-6\CG\1\0F el 84,4% de los materiales era aceptable. El análisis de Chi-cuadrado indicó que no hubo diferencias significativas entre ciclos de selección para aceptabilidad. En la población PCT-8\0\0\0 el 70,3% de los materiales presentó categoría aceptable. Una vez realizado el ciclo de selección la nueva población PCT-8\CG\1\0F presentó 21,9% de materiales aceptables. El análisis de Chi-cuadrado indicó diferencias altamente significativas al 0,001% entre ciclos, lo cual indica un claro retroceso en la selección. Al final se tiene una población con una mayor cantidad de individuos en la categoría de rechazo (Figura 4). Esto pudo

haber sucedido porque en el proceso de selección se dio oportunidad a varios materiales que no cumplían la regla propuesta para pasar al siguiente ciclo. Otra posible explicación para este resultado es la de Beachell y Stansel (1963) que encontraron que en cruces entre materiales con TG intermedia y baja se obtuvieron materiales con TG alta. Los datos también indican que poblaciones con bases genéticas diferentes responden en forma distinta a la selección por TG.

Cuando se realizó el análisis con el criterio de estabilidad (Figura 5) se encontró que en la población PCT-6\0\0\0 el porcentaje de individuos en la categoría de estabilidad fue de

Figura 4. Porcentaje de individuos aceptados y rechazados de acuerdo con los criterios de temperatura de gelatinización en los dos ciclos de selección de las poblaciones PCT-6 y PCT-8.



66,7%, mientras que en el siguiente ciclo la PCT-6\CG\1\0F presentó 84,8% de materiales estables. El análisis de Chi-cuadrado indicó diferencias altamente significativas entre los ciclos para esta característica en la población PCT-6. La aplicación de los criterios de estabilidad mostró ganancia en términos de mayor cantidad de materiales estables.

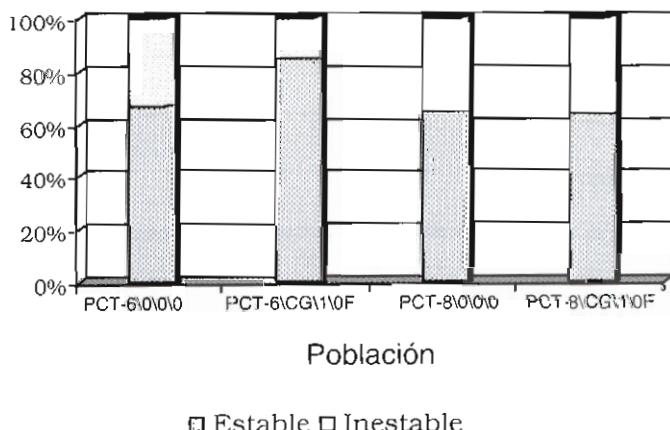
La aplicación de los criterios de estabilidad en la población PCT-8\0\0\0 resultó en 64,4% de individuos en la categoría de estables. Realizado un nuevo ciclo de selección en la población PCT-8, el 63,5% de individuos clasificó en la esta misma categoría (Figura 5). El análisis de Chi-cuadrado no encontró diferencias significativas entre los ciclos de las poblaciones lo que

sugiere que los criterios de estabilidad y aceptabilidad fueron valiosos para explicar lo que pasó antes en esta población.

Cuando se comparan los resultados para la característica de aceptabilidad de las dos poblaciones en el C1 (Figura 4), se observan diferencias altamente significativas (84,4 vs. 21,9) entre la población PCT-6 y PCT-8. Sin embargo, cuando se aplicó el concepto de estabilidad (Figura 5) aún se observan diferencias altamente significativas entre las dos poblaciones en el C1 pero con una menor magnitud (84,4 vs. 63,5).

Al comparar los resultados de las poblaciones PCT-6 y PCT-8 en el C0, se observa que la población PCT-6\0\0\0 presentaba diferencias

Figura 5. Porcentaje de individuos estables e inestables de acuerdo a los criterios de temperatura de gelatinización en los dos ciclos de selección de las poblaciones PCT-6 y PCT-8.



significativas con respecto a la población PCT-8\0\0\0 para la categoría aceptable (81,5 vs. 70,3) y que la PCT-6 presentaba mejor porcentaje de individuos (Figura 4). En términos de estabilidad la diferencia significativa no existe en el C0 (Figura 5).

Aunque los datos todavía son preliminares y se están sometiendo a efectos ambientales en diferentes semestres de selección, los resultados indican la importancia de realizar la selección en los primeros ciclos para caracteres de alta heredabilidad en un ambiente apropiado (Torres, 2001).

Las evaluaciones de plantas S₀ permitirá la selección de los mejores individuos para desarrollar poblaciones cada vez mejores. Tales poblaciones se utilizarán como fuentes para la extracción de líneas o fuente de androesterilidad para el desarrollo de otras poblaciones.

COMENTARIOS FINALES Y PLANES FUTUROS

En la mayoría de las características se lograron mejorías significativas en la calidad de grano. En las poblaciones originales (C0) hubo variabilidad genética en las características de calidad estudiadas, lo cual permitió que las nuevas poblaciones (C1) presentaran un porcentaje mayor

de individuos con los caracteres deseables de calidad de grano. Sin embargo, las poblaciones PCT-6 y PCT-8 respondieron en forma diferente a la selección impuesta y se destaca la mayor respuesta obtenida para CB en la población PCT-6. Con la intensidad de selección utilizada se seleccionó en promedio 40% de materiales para su recombinación en cada ciclo.

En el plan de trabajo para esas dos poblaciones se planea terminar el segundo ciclo (C2) de recurrencia en el primer semestre de 2002. En el segundo semestre de este mismo año se realizará la evaluación conjunta de las poblaciones originales (C0), y de las poblaciones del primer ciclo (C1) y segundo ciclo (C2) de selección recurrente para calidad de grano. Estas poblaciones se evaluarán en un ensayo de campo y en varias localidades, lo cual permitirá seguir cuantificando el progreso genético obtenido en las variables estudiadas.

REFERENCIAS

- Beachell, H. M. y Stansel, J. W. 1963. Selecting rice for specific cooking characteristics in a breeding program. Intern. Rice Comm. Newslett. (Spec. issue). p. 25-40.
- Chang, T. T. y Somrith, B. 1979. Genetic studies on the grain quality of rice. En: Proceedings of the workshop on chemical aspects of rice grain quality. International Rice Research Institute (IRRI), Los Baños, Philippines. p. 49.

- Châtel, M. y Guimarães, E. P. 1997. Utilización de acervos genéticos y poblaciones de arroz de secano que segregan para un gen de androesterilidad. En: Guimarães, E. P. (ed.). Selección recurrente en arroz. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 125-138.
- Châtel, 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. (Publicación CIAT No. 246). 70 p.
- Choi, S. J. 1979. Studies on inheritance and selection efficiency of endosperm chalkiness of rice kernels. Research Report of the office of Rural Development Crop. No. 21. p. 209- 234.
- David, C. C. 1991. The World Rice Economy: Challenges Ahead. En: Khush, G.S. and Gary H.T. (eds.). Rice Biotechnology. Biotechnology in Agriculture No. 6. IRRI, Los Baños, Philippines. p. 1-18.
- Guimarães, E. P. 2000. Mejoramiento poblacional del arroz en América Latina: Dónde estamos y para dónde vamos. En: Guimarães, E. P. (ed.). Avances en el mejoramiento poblacional en arroz. Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, Brasil. p. 300-311.
- Guo, Er-Nan; Pan, Z.; Wang, S. L.; y Lu, S. H. 1982. Studies on inheritance of white belly kernels of keng rice (*Oryza sativa* subsp. *Keng*). The Jiangsu Academy of Agricultural Sciences Nanjing, China 6:611.
- Hossain, M. 1996. Recent Developments in the Asian Rice Economy: Challenges for Rice Research. En: Evenson, R. E., Herdt, R. W.; y Hossain, M. (eds.). *Rice Research in Asia*. International Rice Research Institute (IRRI), Los Baños, Philippines. p. 17-34.
- Hsieh, S. C. y Wang, L. H. 1988. Genetical studies on grain quality in rice. En: *Rice Grain Quality. Proceedings of a Symposium*. Taichung District Agricultural Improvement Station, Taiwan, Republic of China. p. 117-136.
- IRRI (International Rice Research Institute). 1993. *Rice Almanac*. Los Baños, Philippines. 142 p.
- IRRI (International Rice Research Institute). 1985. Annual Report for 1984. Los Baños, Philippines. p. 35-44.
- Jennings, P. R.; Coffman, W. R.; y Kauffman, H. E. 1981. Mejoramiento de arroz. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 127-152.
- Khush, C. S.; Paule, C. M.; y De la Cruz, N. M. 1979. Rice grain quality evaluation and improvement at IRRI. En: Proceeding of the Workshop on Chemical aspects of rice grain quality. International Rice Research Institute (IRRI), Los Baños, Philippines. p. 21-31.
- Martínez, C. P.; Lentini, Z.; Châtel, M.; González, D.; y Mojica, D. 1997. Uso de Selección Recurrente en Combinación con Cultivo de anteras en el programa de arroz de riego del CIAT. En: Guimarães, E. P. (ed.). Selección recurrente en arroz. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 139-149.

- Martínez, C. y Cuevas, F. 1989. Evaluación de la calidad culinaria y molinera del arroz; guia de estudio, Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 73.
- Masajo, T. M. 1971. Breeding behavior and relationship of white belly and gelatinization temperature to amylose content of the rice endosperm. University of Philippines. Thesis M.Sc. 127 p.
- Pingali, P. L., Hossain, M.; y Gerpacio, R. V. 1997. Asian rice bowls: the returning crisis? International Rice Research Institute (IRRI), Los Baños, Philippines. 341p.
- Sanint, L. R. y Wood, S. 1998. Impact of rice research in Latin America and the Caribbean during the past three decades. En: Pingali, P. y Hossain, M. (eds.). Impact of rice research. Proceedings International Conference on the impact of Rice Research, 3-5 Jun 1996, Bangkok, Thailand. Thailand Development Research Institute, Bangkok, Thailand, and International Rice Research Institute (IRRI), Los Baños, Philippines. p. 405-428.
- Torres, T. E. 2001. Análisis de estabilidad y criterios de selección para centro blanco en arroz (*Oryza sativa* L.). Tesis M.Sc. Universidad Nacional de Colombia, Palmira, Colombia. 78 p.
- Webb, B. D. 1991. Rice Utilization, (ed.) Luh, B.S. University of California –Davis. Published by Van Nostrand Reinhold, New York, EUA. 413 p.
- Wrigley, C. W. y Morris, C. F. 1997. Breeding cereals for quality improvement. En: Henry, R. J. y Kettlewell, P. S. (eds.). Cereal grain quality. Chapman Hall, London, England. 631 p

CAPÍTULO 16



Ganancia Genética para Resistencia a Piricularia en una Población de Arroz

**Ana Claudia de Carvalho
Badan**

Ana Claudia de Carvalho Badan¹

Elcio Perpétuo Guimarães²

Catalina Ramis³

1. Estudiante de doctorado en el "Departamento de Genética e Biología Molecular" de la "Universidade Estadual de Campinas" (UNICAMP), Campinas, São Paulo, Brasil.

Correo electrónico: anaclaudia@mpc.com.br

2. Investigador de "Embrapa Arroz e Feijão", actualmente en la "Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación" (FAO), Senior Officer Cereal/Crops Breeding, Viale delle Terme di Caracalla, 00100 Roma, Italia.

Correo electrónico: elcio.guimaraes@fao.org

3. Profesora de mejoramiento de plantas en el "Instituto de Agronomía" de la "Universidad Central de Venezuela", Maracay, Venezuela.

Correo electrónico: dasilram@telcel.net.ve

Contenido

Resumen

Abstract

Introducción

Creación y manejo de la población

Estrategia de evaluación y diseño experimental

- Estrategia de evaluación y selección
- Diseño experimental para la evaluación de la ganancia genética
- Análisis estadístico de la ganancia genética

Estudio de la ganancia genética

- Piricularia en la hoja (BI)
- Piricularia en el cuello de la panícula (NBI)
- Selección simultánea de las características BI y NBI

Conclusiones y recomendaciones

Agradecimientos

Referencias

RESUMEN

El hongo *Pyricularia grisea* Sacc. es responsable por una de las más importantes enfermedades del cultivo del arroz. Una manera de controlar las pérdidas que provoca es el uso de cultivares resistentes. La "Embrapa Arroz e Feijão", en Goiânia, Brasil, creó en 1995 la población CNA-7 de amplia base genética y con varias fuentes de resistencia a la enfermedad. Desde entonces, empezó a seleccionar y recombinar, de manera cíclica, plantas con resistencia completa a Piricularia en la hoja (Bl) y en el cuello de la panícula (NBl). El objetivo de este trabajo es presentar la evaluación del progreso observado con el uso del mejoramiento poblacional. Para los experimentos se seleccionaron las familias S_{02} resistentes para ambas características. Los resultados del porcentaje R parecieron ser los más eficientes en ese tipo de análisis. Se demostró que hubo incremento de la resistencia a Bl en la población CNA-7 entre 13,1 y 6,1% para los ciclos 1 y 2 en términos de porcentaje R, lo cual indica que la estrategia de selección adoptada fue eficiente para mejorar esta característica. Para NBl ninguna diferencia estadística se detectó entre los tratamientos, lo que significa que no hubo ganancia genética para esta característica. La significancia estadística observada para época de siembra indica la importancia de considerar este parámetro en las evaluaciones. Los altos grados de resistencia observados desde el ciclo inicial demuestran que la selección de los progenitores para la formación de la población fue muy adecuada. El alto grado de resistencia presente en la población CNA-7 con los ciclos de selección recurrente permite que se inicie la selección para otras características de interés, o para retirar de ella nuevas fuentes de germoplasma para cruces.

GENETIC GAIN FOR BLAST RESISTANCE IN A RICE POPULATION

ABSTRACT

Pyricularia grisea Sacc. causes blast, the most important fungal disease of cultivated rice. One way to control the disease is to use resistant cultivars. In 1995, Embrapa Arroz e Feijão (Goiânia, Brazil) created CNA-7, a population with a broad genetic base and carrying several sources of resistance to blast. Through several cycles of selection and recombination, plants resistant to both leaf (Bl) and neck blast (NBl) were developed. This chapter evaluates progress, expressed in terms of genetic gain, made through population improvement. S_{02} families resistant to both blast types were selected for experiments. R percentage results seem to be the most efficient for this type of analysis. Resistance to Bl in population CNA-7 increased 13,1% and 6,1% for cycles 1 and 2, respectively, indicating that the strategy adopted was efficient for improving Bl resistance. In contrast, no statistical differences were found among treatments for resistance to NBl, indicating that no genetic gain was obtained. The statistical significance observed for planting date indicates the importance of considering this parameter when evaluating. The high degree of resistance observed since the initial cycle suggests that the selection of parents to create the original population was highly adequate. The high level of resistance present in population CNA-7 in the recurrent selection cycles means selection for other traits could begin, or that new sources of germplasm for crossing could be extracted.

INTRODUCCIÓN

La enfermedad Piricularia, causada por el hongo *Piricularia grisea* Sacc., estado anamorfo de *Magnaporthe grisea* (Herbert) Barr, es responsable por pérdidas en la productividad del arroz que pueden variar del 17 al 52% (Prabhu *et al.*, 1999). Es una enfermedad que afecta los cultivos del arroz de casi todos los países de América Latina, siendo más severa bajo las condiciones de cultivo de secano. La creación de variedades resistentes ha sido una de las estrategias más utilizadas por los investigadores para controlar este problema. No obstante lo anterior, con frecuencia la gran variabilidad del patógeno logra romper la resistencia de las variedades lanzadas en un corto período de tiempo (Correa-Victoria *et al.*, 1997), que según Notteghen (1981) en general, varía de 2 a 3 años.

Como una alternativa adicional a las estrategias que se emplean en el mejoramiento de especies autógamas, el mejoramiento de poblaciones empezó a utilizarse en arroz al final de la década de los ochenta. Los primeros estudios que enfocan el mejoramiento de poblaciones para resistencia a Piricularia los realizaron Guimarães *et al.* (1995) y Filippi y Prabhu (1997). En estos trabajos se describen los resultados y las experiencias del uso de la

metodología para desarrollar poblaciones con resistencia completa y parcial a la enfermedad. Con objetivos similares Courtois *et al.* (1997) indicaron cuál es la estrategia que empleará el "International Rice Research Institute" (IRRI), Filipinas, para crear y mejorar poblaciones de arroz de secano con resistencia a la enfermedad.

En Colombia, Guimarães y Correa-Victoria (1997) mejoraron la resistencia a Piricularia en las hojas y en el cuello de la panícula de la población GC-91 a través de selección recurrente, basándose en la evaluación de familias S_{0-2} ¹ probando que la metodología funciona para características controladas por una serie de genes mayores y menores.

La "Embrapa Arroz e Feijão", en Brasil, ha venido utilizando esta metodología para mejorar el nivel de resistencia de poblaciones para Piricularia desde hace algunos años. Este trabajo está basado en la población CNA-7, desarrollada a partir de los trabajos de Filippi y Prabhu (1997) y cuya composición presentan Châtel y Guimarães (1998).

La selección recurrente se caracteriza por ser un método cíclico donde las ganancias para la o las características bajo selección ocurren de manera gradual y continua. Aunque este supuesto se basa en que la metodología de evaluación y

selección es suficientemente precisa para permitir que las etapas del proceso se cumplan de manera eficiente, no siempre es correcto pues pueden presentarse situaciones en las cuales la metodología de evaluación o las decisiones para la selección no lleven a los resultados esperados. Por esta razón se recomienda a los fitomejoradores que utilizan esta metodología que a determinado número de ciclos de recurrencia evalúen las ganancias obtenidas para la o las características bajo selección.

Una posible forma de evaluar la eficiencia de la selección a través de los ciclos de selección recurrente es aprovechar las mismas etapas de conducción de las poblaciones, y organizarlas de manera que sea viable comparar ciclos diferentes en años distintos. Esto se vuelve admisible con la utilización de testigos comunes a lo largo de los años, de manera que las medias sean ajustadas con relación a los años de siembra. Este tipo de estudio seguiría el mismo principio utilizado en la comparación entre las diversas variedades lanzadas por programas nacionales de mejoramiento a lo largo de varios años (Vencovsky *et al.*, 1986; Bresegheello *et al.*, 1999; Santos *et al.*, 1999; Soares *et al.*, 1999).

Otra manera para evaluar las ganancias obtenidas a lo largo del programa es comparar los

diversos ciclos bajo un mismo experimento como lo efectuaron Ceballos *et al.* (1991), Gatica (1993), Salter *et al.* (1994), Bauske *et al.* (1994), Laurentin (1996), y Diaz-Lago *et al.* (2002). De esta manera se garantiza que el efecto de la interacción entre años se elimine y se logre una mejor comparación entre tratamientos.

Bajo esta segunda metodología los experimentos, por lo general, utilizan diseños estadísticos de bloques al azar, con varias repeticiones y en varias localidades. Casi siempre se evalúan las características para las cuales se efectuaron las selecciones aunque, en algunos casos, se evalúan también otras. Ello finalmente puede indicar la influencia de la selección de un carácter sobre otro, o sea, la respuesta correlacionada (ver Geraldí Capítulo 3 en esta publicación). Un ejemplo de esto es lo que ocurrió con una población de avena donde se practicó la selección para resistencia al hongo *Puccinia* y se alteró la característica floración (Diaz-Lago *et al.*, 2002).

Algunos trabajos utilizaron la selección recurrente para aumentar la productividad de granos, y lo efectuaron a través del aumento de la resistencia a enfermedades sometiendo las poblaciones a condiciones de alta presión del inóculo durante la fase de selección. Para intentar comprobar si la estrategia

utilizada había sido eficiente Gatica (1993) comparó los diferentes ciclos de recurrencia de una población de maíz. Lo interesante es que en este caso, hubo incremento de la productividad de granos a lo largo de los ciclos en apenas una localidad de las 2 evaluadas, precisamente en la localidad donde se habían efectuado las selecciones. Ello es un fuerte indicio de una gran interacción genotipo x ambiente. En ajonjolí Laurentin (1996) comprobó un aumento en la productividad de granos de la población entre los ciclos 0, 1 y 2, también bajo indicios de incremento de la resistencia a la mosca blanca (*Bemisia sp.*). Esto fue más perceptible después de verificarse que no se presentó ningún incremento en las características correlacionadas con el rendimiento, como peso de granos o número de granos por vaina.

En avena las evaluaciones de ganancia genética indican que hubo eficiencia en las selecciones para resistencia al hongo *Puccinia coronata* utilizando el método de selección recurrente (Díaz-Lago *et al.*, 2002). Sin embargo, la falta de homogeneidad de la varianza entre los experimentos situados en diversas localidades exigió una serie de análisis estadísticos minuciosos lo cual demuestra que la evaluación de los grados de la enfermedad en el campo no

es sencilla. Estos análisis involucraron las transformaciones sugeridas por Box-Cox (1964) citado por Díaz-Lago *et al.* (2002) y Azzalini-Cox, descritos por Baker (1988) citado Diaz-Lago *et al.* (2002) y utilizaciones de programas Proc Mixed del SAS, todos procedimientos estadísticos no muy usuales en la actualidad en el área agrícola.

Para los análisis de datos de enfermedades Amézquita *et al.* (1996) utilizaron otra alternativa para demostrar el progreso de la resistencia a la Piricularia en una población de arroz: los datos categóricos empleando 2 modelos. En el primero consideraron la reacción a Piricularia como una variable binaria (Resistentes - 3 y Susceptibles • 4); y en el segundo la variable categórica con 3 niveles (Resistentes - 3; Intermedias = 4 ó 5; y Susceptibles • 6). En ambos casos, las diferencias detectadas entre tratamientos fueron estadísticamente significativas, o sea, el proceso de selección utilizado fue eficiente para incrementar la resistencia en la población.

Ceballos (s.f.) en su libro sobre mejoramiento de plantas, cita varios ejemplos donde la selección recurrente ha sido eficiente para el incremento de la resistencia. El análisis de varios de estos trabajos llama la atención ya que las evaluaciones de resistencia se realizaron tanto

con base en promedios de grados de incidencia o con base en el porcentaje de plantas infectadas. Parece no haber una regla general en cuanto a qué tipos de datos se deben utilizar o a cuáles son los tipos de análisis más eficientes para demostrar el progreso genético para los trabajos que buscan incremento de la resistencia.

Otro factor que merece destacarse es que en los trabajos citados, la estrategia para la evaluación del programa se basa en la comparación de compuestos de los ciclos, es decir, se comparan los ciclos 0 con el 1 y el 2 y así sucesivamente. Sin embargo, Laurentin (1996) utilizó también la evaluación entre los padres de cada uno de los ciclos, y entre los compuestos de los ciclos con testigos. Lo que llama la atención de esta estrategia es que los resultados presentados en la comparación de los padres de los ciclos tuvieron la respuesta positiva de ganancia, pero con un nivel de probabilidad por debajo de lo esperado ($p = 0,06$). En cambio, la comparación de los ciclos con los testigos (sembrados en el mismo año) presentó resultados conformes con el análisis de los compuestos.

En este trabajo se presenta la evaluación del proceso de mejoramiento poblacional a través de la selección recurrente empleado para incrementar el

nivel de resistencia de la población de arroz de tierras altas CNA-7, para las características Piricularia en la hoja (Bl) y en el cuello de la panícula (NBl). Se trata de una estrategia innovadora para la selección recurrente en arroz, que involucra los conceptos de seleccionar para las 2 características de manera alternada bajo un ambiente de alta presión del inóculo. Para medir si la estrategia utilizada ha sido eficiente se presentan los resultados del estudio en el cual se evaluó las ganancias genéticas obtenidas a lo largo de 2 ciclos de recurrencia.

CREACIÓN Y MANEJO DE LA POBLACIÓN

Partiendo del principio que el mejoramiento poblacional a través del método de selección recurrente posibilita la acumulación de genes favorables y que, al mismo tiempo, permite una sistemática mezcla de las características de los progenitores, se planteó crear una población de amplia base genética con veinte progenitores resistentes a Piricularia.

La creación y el manejo de la población de arroz de tierras altas (o secano) CNA-7 se llevó a cabo en la Estación Experimental de la “Embrapa Arroz e Feijão” (Estación Experimental Capivara – EEC), ubicada en Santo Antônio de Goiás, Goiás, Brasil.

Las poblaciones con el gen de androesterilidad CNA-IRAT 5/2/1 (también denominada CNA-7A) y la CNA-IRAT 9B/2/2 (denominada CNA-7B), que estaban siendo conducidas por Filippi y Prabhu (1997), fueron las bases para crear la población utilizada en este trabajo: la CNA-7. Esta población es originaria de la

mezcla en iguales proporciones de semillas de la CNA-7A y de la CNA-7B. En 1994 se introdujeron en ellas 20 fuentes de resistencia a Piricularia y la variedad americana Lemont, como fuente de calidad de grano. La proporción con la cual cada componente contribuyó a la nueva población se presenta en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Progenitores y participación relativa (%) de las fuentes de resistencia a Piricularia introducidas en las poblaciones CNA-IRAT 5/2/1 y CNA-IRAT 9B/2/2 para formar las poblaciones de arroz CNA-7A y CNA-7B, respectivamente.

Progenitor	Origen	Población CNA ³	
		7A	7B
Raminad	Fuente tradicional	1,68	2,50
Carreon	Fuente tradicional	1,68	2,50
Dular	Fuente tradicional	1,68	2,50
Tres Marias	Fuente tradicional	1,68	2,50
Huan-Sen-Goo	Fuente tradicional	1,68	2,50
Colombia 1	Fuente tradicional	1,68	2,50
IRI 342	Fuente tradicional	1,68	2,50
IRI 344	Fuente tradicional	1,68	2,50
IRI 355	Fuente tradicional	1,68	2,50
Araguaia	IAC 47/TOx2578/7-4-2-3-B2	1,68	2,50
Lemont ¹	Lebonnet/PI331581/CI9881	5,05	-
No. 48 Formoso 92	Ram Tulase/3*IAC 25	1,68	2,50
No. 55 Formoso 92	T-23/3*IRAT112	1,68	2,50
No. 09 Formoso 92	Pusur/3*IAC 25	1,68	2,50
No. 36 Formoso 92	CTG 1516/3*IRAT 112	1,68	2,50
No. 34 Formoso 92	Tetep/3*IRAT 112	1,68	2,50
No. 54 Formoso 92	C46-15/3*IAC 25	1,68	2,50
No. 40 91/92 ²	Cuiabana/CNAX 784-5	1,68	2,50
No. 108 91/92 ²	A8-204-1/TOm 1-3	1,68	2,50
No. 70 91/92 ²	CNA 5180/Basmati 370	1,68	2,50
No. 60 91/92 ²	CNA 5180/Toride	1,68	2,50
CNA-IRAT 9B/2/2	CNA-IRAT 5	-	50,0
CNA-IRAT 5/2/1	CNA-IRAT 5	61,35	-

1. Adicionado como fuente de calidad de granos.

2. Material policitoplasmático.

3. Participación relativa de cada progenitor dada en %.

La metodología de selección recurrente utilizada para mejorar la población CNA-7 se resume en el Cuadro 2 y la estrategia de evaluación empleada para realizar las selecciones durante los ciclos se describe más adelante. Cabe resaltar que en el invierno de 1998 se creó la primera población mejorada, es decir, se completó el primer ciclo de selección recurrente. En el año 2000 se logró el segundo ciclo de recurrencia.

El estudio que se presenta y discute en este capítulo se realizó en el año agrícola 2000/01 utilizando como material la población original (ciclo 0) y las 2 poblaciones mejoradas (ciclos 1 y 2).

ESTRATEGIA DE EVALUACIÓN Y DISEÑO EXPERIMENTAL

Estrategia de evaluación y selección

El ambiente donde se evalúan y se seleccionan los materiales es de gran importancia para el éxito de la estrategia de mejoramiento. La EEC, que posee suelos clasificados como 'latosuelos rojo-amarillo distrófico', es un ambiente que puede considerarse similar al restante de la región central de Brasil en lo que se refiere a la presión y a las razas del patógeno de la Piricularia. Como se pretende desarrollar los nuevos materiales para esta zona, se está trabajando en el

ambiente meta y por esa razón, los resultados obtenidos podrán transferirse de inmediato a otras localidades del área.

La evaluación de los materiales se realizó utilizando las escalas propuestas por el IRRI (1988), pero antes de discutir este aspecto es válido mencionar algunos conceptos básicos sobre la enfermedad, su ciclo y su epidemiología. En las regiones tropicales el hongo *Pyricularia grisea* puede encontrarse en el aire durante todo el año (Frohlich y Rodewald, 1970). Algunas condiciones específicas de humedad, luminosidad y oscilación de la temperatura favorecen el desarrollo de la enfermedad (Yap, 2000).

El conidio, depositado en la superficie de la planta, desarrolla un tubo germinativo que termina en un apresorio y que le permite la penetración en el hospedero a través de la cutícula (Leung y Shi, 1994). El hongo puede infectar las hojas o el cuello de la panícula de las plantas. En general, cuando se va al campo se verifica que una planta que tiene hojas afectadas, no siempre tiene sus panículas o cuellos atacados y viceversa. Bonmann *et al.* (1989) describieron que las razas del hongo que atacan las hojas son las mismas que atacan el cuello de la panícula, aunque el mecanismo de resistencia de la planta a las 2 enfermedades (hoja y cuello de la panícula) podría ser distinto.

Cuadro 2. Resumen del flujo de materiales de la población de arroz de tierras altas CNA-7 en la Estación Experimental Capivara (EEC), Santo Antônio de Goiás, y en el Campo Avanzado de Desarrollo e Investigación del Tocantins (CADIT) utilizando el método de mejoramiento poblacional con evaluación de familias $S_{0.2}$ para resistencia a Piricularia.

Año	Local	Actividades	Manejo	Etapa
1994/95	EEC	Creación de la CNA-7 (mezcla de semillas de CNA-7A y 7B).		Evaluación y selección (154 plantas $S_{0.2}$)
1995/96	EEC	Siembra de 154 plantas S_0 .	Cosecha de plantas androestériles	Recombinación
		Siembra de la S_0 (ciclo 0) en dos épocas distintas		
		ESTRATEGIA DE SELECCIÓN		
1996/97	EEC	Siembra en noviembre para evaluar Piricularia en el cuello de la panícula (NBl), y en enero para evaluar Piricularia en la hoja (Bl)		Evaluación y selección (48 plantas resistentes a Bl)
1997	CADIT	Siembra de 94 familias $S_{0.1}$.	Avance de generación	
		Siembra de 94 familias $S_{0.2}$ en dos épocas distintas		
		ESTRATEGIA DE SELECCIÓN		
1997/98	EEC	Siembra en noviembre para evaluar NBl y en enero para evaluar Bl		Evaluación y selección (54 familias)
		Siembra de la mezcla de semillas de 54 familias $S_{0.1}$		
		(semillas remanentes almacenadas en cámara fría) de las seleccionadas en $S_{0.2}$		
		Transplante de 2215 plantas de las cuales 314 eran androestériles (14.2%).		
		ESTRATEGIA DE SELECCIÓN		
1998	CADIT	Siembra de 3000 plantas S_0 (ciclo 1) en dos épocas distintas		
		Siembra en noviembre para evaluar NBl, y en enero para evaluar Bl.		
1998/99	EEC	Siembra de 118 familias $S_{0.1}$.	Avance de generación	
		ESTRATEGIA DE SELECCIÓN		
1999	CADIT	Siembra de 114 familias $S_{0.2}$.	Cosecha de semillas de 5 plantas fértiles/familia	
		ESTRATEGIA DE SELECCIÓN		
1999/2000	EEC	Siembra de la mezcla de semillas de 27 familias $S_{0.1}$ (semillas remanentes almacenadas en cámara fría) de las seleccionadas en $S_{0.2}$. Producción del ciclo 2.		Evaluación y selección (27 familias)
		Siembra de 500 plantas S_0 de los 3 ciclos para recombinación		
		Siembra de los 3 ciclos en el diseño experimental de Bloques al Azar en dos localidades (1000 plantas/época)		
		ESTRATEGIA DE SELECCIÓN		
2000	CADIT	Siembra de 500 plantas S_0 de los 3 ciclos para recombinación	Cosecha de plantas androestériles	Recombinación
2000/2001	EEC EEP ¹	Siembra de las 27 familias $S_{0.1}$ (semillas remanentes almacenadas en cámara fría) de las seleccionadas en $S_{0.2}$. Producción del ciclo 3.		
		Para estudio de ganancia genética		

1. Estación Experimental Palmital

La experiencia del trabajo de campo en la EEC indica que en febrero la presión para Bl es más fuerte y que en marzo predomina la presión para NBI. Considerando esto e intentando asociar el estadio fenológico de la planta con la alta incidencia de la enfermedad, se elaboró un esquema en el cual se hizo coincidir el período de mayor incidencia de la enfermedad con las etapas de desarrollo de las plantas donde el tejido de la hoja y del cuello de la panícula estuvieran más susceptibles (Prabhu *et al.*, 1999). Para que esto ocurriera se sembraron los materiales en diciembre para evaluar NBI en marzo, y en enero para evaluar Bl en febrero. Las semillas S_0 y $S_{0:2}$ de los diferentes ciclos de selección recurrente de la población CNA-7 se dividieron y sembraron en estas 2 etapas. La selección de las familias ocurrió con base en ambos datos (Bl y NBI) y la intensidad de selección utilizada varió entre años, pero estuvo alrededor del 20%.

Las familias $S_{0:2}$ se sembraron en la EEC en 2 surcos de 1 metro lineal, con una densidad de 80 semillas/metro para la evaluación de NBI y de 100 semillas/metro para la de Bl. La distancia entre surcos fue de 0,35 m. De forma perpendicular a los surcos se sembraron esparcidores con una mezcla de semillas de las

variedades susceptibles Rio Paranaiba, Caiapó y IAC 47. Cada cuatro surcos se sembró uno con el testigo Caiapó y el siguiente con el testigo Rio Paranaiba, lo cual permitió un análisis de medias ajustadas para auxiliar en la selección.

Para la evaluación de Bl se utilizó la escala de 0 a 9 donde se considera que de 0 a 3 son plantas resistentes, de 4 y 5 intermedias y de 6 a 9 susceptibles (IRRI, 1988). Para la evaluación de NBI se utilizó la escala 0, 1, 3, 5, 7 y 9, en la cual 0 y 3 son resistentes, 5 intermedias, 7 y 9 susceptibles (IRRI, 1988). La selección se realizó escogiendo las familias que mejor se comportaban para las 2 características.

Diseño experimental para la evaluación de la ganancia genética

La ganancia genética observada (G_s), también llamada progreso genético, es un parámetro utilizado en los programas de mejoramiento que sirve para evaluar la eficiencia del método de selección aplicado y que, en general, se utiliza para evaluar la ganancia que se espera obtener. Morais *et al.* (2000), sin embargo, describen que también es importante evaluar las ganancias que ya se obtuvieron, o sea, las observadas dentro de un programa de mejoramiento, de manera que se posibilite un análisis crítico de la eficiencia de los procedimientos realizados.

La mayoría de los trabajos que presentan una evaluación de ganancia genética realizada consideran el carácter rendimiento, pero también es posible y justificable utilizarlo para otras características (Morais y Rangel, 1997). En este trabajo se evaluó la ganancia observada para las características resistencia a BI y NBI en la población CNA-7.

Para ello en diciembre del 2000 se estableció un ensayo constituido por 3 tratamientos ciclo 0 (C0), 1 (C1) y 2 (C2) distribuidos en bloques al azar con cuatro repeticiones en 2 localidades: la EEC y la Estación Experimental Palmital (EEP), Brazabrantes. La EEC fue el mismo sitio donde la población CNA-7 había sido conducida en las etapas de selección y la EEP es una finca donde se siembra arroz irrigado en su mayor parte.

En cada parcela se incluyeron 500 plantas espaciadas 0,1 x 0,50m y distribuidas en 25 líneas de 2 m. Paralelas a estas líneas y entre los bloques, se localizaron 3 líneas espaciadas 0,7m entre sí, con mezcla de las cultivares susceptibles Primavera, IAC 47 y Rio Paranaiba que servían como esparcidores del inóculo. En enero del 2001 se realizó una repetición de este experimento.

En los experimentos sembrados en diciembre se evaluó NBI en marzo y en los sembrados en enero, BI en

febrero. Las evaluaciones de BI y NBI se efectuaron con base en las escalas de IRRI (1988) utilizando 200 plantas al azar dentro de la parcela, según lo recomiendan Badan *et al.* (1998).

La preparación de las semillas de los tratamientos evaluados involucró su multiplicación y recombinación en la EEC y en el CADIT, en el semestre anterior al del montaje de los experimentos (Cuadro 2). Para ello se utilizó la técnica de sembrar en bandejas en 3 épocas distintas, de manera que se garantizara la eficiente recombinación entre los materiales.

Análisis estadístico de la ganancia genética

Las medidas de ganancias genéticas se realizaron con base en el valor medio del grado de incidencia de las enfermedades y después con base en la frecuencia de plantas resistentes e intermedias, así como lo hicieron Filippi y Prabhu (1997) y Guimarães y Correa-Victoria (1997), respectivamente. Para calcular el promedio de las parcelas se utilizaron los datos de las 200 plantas evaluadas.

Se realizó un análisis de varianza (ANDEVA) por experimento considerando el modelo I (fijo), para lo cual se utilizó el procedimiento de la ANOVA del programa SAS (SAS, 2000). Se efectuó la prueba de Hartley (1950) para determinar si

las varianzas de los errores en las distintas localidades eran homogéneas, y para los casos donde las respuestas eran afirmativas se realizó un análisis combinado. Cuando se presentó diferencia significativa entre los tratamientos, se calculó la respuesta con selección.

La estimación de la respuesta a la selección se calculó con base en la fórmula adaptada de García (1995):
$$Gs = R(Cn) - R(C0)$$

En ésta:

Gs es la ganancia con selección total.

$R(Cn)$ es la respuesta de la población mejorada.

$R(C0)$ es la respuesta de la población original, sin mejorar.

La respuesta a la selección ($Gs\%$) en términos porcentuales, como porcentaje del ciclo 0, se calculó con base en la fórmula:
$$Gs\% = [R(Cn) - R(C0)]/R(C0) \times 100$$

Para estimar el avance genético se estimó la heredabilidad realizada con base en el cálculo de regresión de los datos del promedio de los ciclos. Esto fue posible considerando los valores de los ciclos C1 y C2 como porcentuales del ciclo C0 (Falconer, 1968; Gatica, 1993).

ESTUDIO DE LA GANANCIA GENÉTICA

Los resultados se presentaron conforme a la característica evaluada, primero los datos de Piricularia en la hoja (Bl) y en seguida los de

Piricularia en el cuello de la panícula (NBl).

Los primeros cuadros incluidos para cada una de las características (Cuadro 3 ó 9 para Bl y NBl, respectivamente) tienen los valores reales obtenidos en los experimentos (o mejor, la media de 200 plantas/experimento). Las letras representan los resultados de las pruebas estadísticas de Duncan que permiten la diferenciación entre ellos. Las pruebas entre tratamientos, localidades o épocas/localidades (experimento) se representan horizontal o verticalmente, con letras mayúsculas o minúsculas, conforme se describen en las leyendas de cada cuadro.

En los cuadros que siguen dentro de las divisiones para Bl y NBl (Cuadros 4, 6 a 8 y 10 a 12, respectivamente) se representan los análisis de varianza. Para la característica Bl, los datos responden a las premisas de homogeneidad de varianza y por lo tanto, se presentan inicialmente a partir de los análisis combinados para luego presentar los análisis más sencillos (por localidad o por experimento).

Para la característica NBl, los análisis de varianza se presentan por localidad y por experimento. Las transformaciones de los datos para realizar cada análisis se realizaron como se describen en las respectivas leyendas.

Los resultados se presentan en términos del promedio de los grados de enfermedad (PROMEDIO) y también en porcentaje de plantas resistentes (plantas con grados de enfermedad entre 0 y 3 - % R) y de plantas intermedias (con grados entre 4 y 5 - % I). De esta manera también fue posible efectuar una comparación entre la informabilidad de ellos.

Se omitieron los análisis de porcentaje de plantas susceptibles (% S), o sea con grados mayores a 5, por tratarse de valores muy poco frecuentes. Sin embargo, al mismo tiempo, los valores que resultan de la suma de % R y % I, de manera indirecta sirven para tener una idea de la disminución en la cantidad de plantas susceptibles a lo largo de las generaciones. La manera indirecta debe entenderse como el 100% disminuido de los valores de % R + % I.

En el Cuadro 5 se presentan los valores de ganancia genética obtenidos para BI. Se consideran ganancias estadísticamente significativas cuando los tratamientos diferían entre sí por la prueba de Duncan. Los valores positivos indican los aumentos en la resistencia, apuntado a través de una disminución numérica (0=resistente y 9=susceptible), o sea, incrementar la resistencia significa disminuir en número el valor del promedio o de % I.

Los resultados de la ganancia genética para la característica NBI se presentan a lo largo del texto, pues se observó poco incremento en las resistencias.

Para la característica BI también se presenta una gráfica (Figura 1) que representa la regresión lineal de los datos de ganancia en los ciclos. Con base en eso, también se calculó la heredabilidad realizada. Este fue un dato calculado apenas para BI con los datos utilizados para el análisis combinado, es decir, con todos los datos obtenidos.

Piricularia en la hoja (BI)

El primer cuadro presenta los valores originales obtenidos del análisis de 200 plantas/parcela de la característica BI (Cuadro 3). Un primer análisis permite verificar que toda la población CNA-7 tiene ya un alto grado de resistencia a Piricularia en la hoja, desde el inicio del programa de mejoramiento (con la población Ciclo 0). Esto indica que la selección de los progenitores utilizados como fuente de resistencia ha sido eficiente. Ello se observa a través de los datos 2,13; 1,76 y 1,56 en la línea de media general de la característica promedio de los grados, para los ciclos 0, 1 y 2, respectivamente (Cuadro 3). Considerando que la escala de evaluación de resistencia varía de 0, como totalmente resistente, hasta 9 como susceptible, esos

son valores que pueden considerarse como bajos. Así mismo, a través de los datos observados en la línea del promedio general de % R (Cuadro 3) se confirma esa idea: 0,67, 0,78 y 0,82 para los ciclos 0, 1 y 2. La hipótesis de que la presión de selección fue muy baja durante la realización de los experimentos se descarta pues se observa un elevado número de plantas susceptibles en las líneas esparcidoras del inóculo (dato no demostrado).

Es interesante notar que el análisis de otro tipo de datos (promedio o %) puede llevar a conclusiones distintas en algunos casos como, por ejemplo, la comparación entre localidades realizada con base en los valores promedios de cada localidad. Cuando esa comparación toma como base los valores promedios de los grados, no se consigue detectar diferencia significativa entre la EEC y la EEP. Al mismo tiempo, cuando ese análisis toma en cuenta el porcentual de plantas resistentes o intermedias, se consigue percibir, estadísticamente que en la EEC se encuentran la mayoría de plantas resistentes (78% contra 73% en la EEP). Para verificar estas diferencias en el Cuadro 3, basta comparar verticalmente las letras mayúsculas al frente de los valores numéricos.

Las posibles explicaciones para esa diferencia entre los 2

tipos de análisis serían que el cálculo del promedio lleva a que valores extremos se coloquen en una clase intermedia al considerar sus frecuencias. En la EEP se observan plantas con grados mayores (o sea, plantas en extremo enfermas, de grado 7 o 9), pero con baja frecuencia. En la EEC se encuentra un mayor número de plantas resistentes. A través del cálculo de medias esas diferencias pasan a ser imperceptibles. Desde un punto de vista didáctico, ello podría explicarse anotando que en la EEC se tendrían cuatro plantas con grados 3, 3, 3 y 5, lo que daría 75% de plantas resistentes y en la EEP otras plantas con grados 0, 0, 7 y 7, o sea, con 50% de resistentes. Si se verifica el promedio de ambas localidades, ambas tienen media 3,5 pero, en términos porcentuales, son distintas. Con base en las evidencias demostradas, podría sugerirse que, en este caso, el análisis de los datos de valores porcentuales de la resistencia fueron mucho más informativos que los datos del promedio. Esta es una afirmación que no parece ser unánime dentro de la literatura pues es usual utilizar el promedio para describir la resistencia (Fillipi y Prabhu, 1997).

Discutidos los 2 puntos anteriores (la gran resistencia que indica la buena selección de los padres y los tipos de datos

Cuadro 3. Datos de Pircularia en la hoja (B) para el promedio, el porcentaje de plantas resistentes (% R) y el porcentaje de plantas intermedias (% I) de los tratamientos ciclo 0 (C0), 1 (C1) y 2 (C2) de la población CNA-7, en los experimentos conducidos en las localidades EEC y EEP, en dos fechas de siembra (EEC 1 y 2, y EEP 1 y 2).

Experimento ³	Promedio ¹				% Resistentes ²				% Intermedias ²				
	C0 ⁴	C1 ⁴	C2 ⁴	Media ^{5,6}	C0 ⁴	C1 ⁴	C2 ⁴	Media ^{5,6}	C0 ⁵	C1 ⁵	C2 ⁵	Media ^{5,6}	
EEC 1	2,12 a	1,49 b	1,59 b	A	1,72	0,73 b	0,85 a	0,82 a	A	0,26 a	0,15 b	0,18 b	0,19
EEC 2	2,37 a	1,79 b	1,67 b	B	1,94	0,62 b	0,82 a	0,86 a	A	0,37 a	0,17 b	0,14 b	0,23
Media EEC	2,24 a	1,64 b	1,63 b	1,8 A	1,94	0,68 b	0,84 a	0,84 a	0,78 A	0,31 a	0,16 b	0,16 b	0,21 A
EEP 1	2,17 a	2,20 a	1,76 b	A	2,04	0,65 b	0,68 ab	0,76 a	A	0,34 a	0,31 a	0,23 a	0,29
EEP 2	1,88 a	1,56 ab	1,21 b	B	1,54	0,69 b	0,75 b	0,83 a	B	0,29 a	0,24 a	0,16 b	0,23
Media EEP	2,02 a	1,88 a	1,48 b	1,8 A	1,54	0,67 b	0,71 b	0,79 a	0,73 B	0,31 a	0,27 a	0,19 b	0,26 B
Media General	2,13 a	1,76 b	1,56 c		1,76	0,67 a	0,78 b	0,82 c		0,31 a	0,21 b	0,18 c	

1. Transformación por raíz ($x+0,5$) para realizar la ANDEVA y la prueba de Duncan.
2. Transformación por arcoseno de la raíz ($x+0,05$) para realizar ANDEVA y la prueba de Duncan.
3. EEC 1 y 2, y EEP 1 y 2, son los dos experimentos en las dos localidades de evaluación.
4. Comparación entre tratamientos (horizontal).
5. Comparación entre medias de localidades (vertical, letras mayúsculas al lado de los valores).
6. Comparación entre épocas/localidad (vertical, letras mayúsculas abajo de los valores).

que presentan mayor información), se presentan los resultados de ganancia genética de la resistencia a Bl en la población a lo largo de los ciclos de selección recurrente.

En términos generales, el incremento de la resistencia a lo largo de los ciclos es algo que se notó con facilidad para la característica Bl. Los resultados de los análisis de varianza combinado indican que hay diferencia altamente significativa entre tratamientos tanto para el análisis del promedio como para el % R y de % I (Cuadro 4). Los valores que miden cuáles fueron estas ganancias en la resistencia se presentan en el Cuadro 5.

Considerando los cálculos en términos del promedio de los grados, se observa que desde el ciclo 0 al ciclo 1, se presentó una ganancia de la resistencia en 17,37% con relación al ciclo 0; y del ciclo 1 al ciclo 2, una de 9,39% con relación al ciclo 0. Tales valores se pueden observar en la línea de Media General del Cuadro 5. Estos porcentuales se cambian para 16,42% y 5,97% si se consideran los valores de % R (Cuadro 5, línea de Media General de la característica % R). Como se puede observar, las ganancias en los ciclos iniciales son mayores que en los subsecuentes.

Cuadro 4. Cuadrados medios del análisis de varianza combinado y coeficientes de variación (CV) para el promedio, el porcentaje de plantas resistentes (% R) y el porcentaje de plantas intermedias (% I) de la característica Piricularia en la hoja (Bl) en la población CNA-7.

Fuente de Variación	Gl	Estación Experimental Capivara - 1 ^a y 2 ^a épocas							
		Promedio ¹		% Resistentes ²		% Intermedias ²		CM	F
		CM	F	CM	F	CM	F		
Rep	3	0,0066	1,45ns	0,018	4,31*	0,0095	3,17*		
Trat	2	0,1460	32,00**	0,145	34,69**	0,0954	31,71**		
Local	1	0,0032	0,70ns	0,075	17,83**	0,3899	12,96**		
Época	1	0,0295	6,47*	0,0033	0,79ns	0,0035	1,19ns		
LocalxEpoca	1	0,1641	35,99**	0,0348	8,28**	0,02947	9,79**		
LocalxTrat	2	0,0253	5,55**	0,0254	6,05**	0,01797	5,97**		
EpochaxTrat	2	0,0061	1,35ns	0,0104	2,48ns	0,0083	2,78ns		
Error	35	0,0045		0,0042		0,0030			
CV		4,45		5,76		9,82			

1. ANDEVA con datos transformados por raíz de ($x+0,5$).

2. ANDEVA con datos transformados por arcoseno de la raíz de ($x+0,05$).

3. EEC 1 y 2, y EEP 1 y 2, son los dos experimentos en las dos localidades de evaluación.

Otro aspecto que llama la atención es que las ganancias de la resistencia no siguieron el mismo patrón en las distintas localidades, lo cual puede observarse a través de la significativa interacción entre localidad y tratamiento en la ANDEVA combinada (Cuadro 4). Esto sería lo mismo que decir que en la EEC hubo ganancia del ciclo 0 para el ciclo 1 de 26,79%, pero no del ciclo 1 para el siguiente. En la EEP ocurrió exactamente al revés, la ganancia fue de 19,80% apenas del ciclo 1 para el 2 (Cuadro 5).

Podrían considerarse 2 hipótesis para explicar este evento:

1) A lo largo de los ciclos se estarían acumulando no sólo los genes principales correlacionados con la resistencia a las razas específicas presentes en la EEC (localidad donde se realizaron las selecciones), sino también genes secundarios que podrían conferir resistencia en un más amplio espectro de razas del hongo.

2) A lo largo de los ciclos se acumularían sólo genes principales a través de la selección de plantas únicamente con grado entre 0-3.

Con la primera hipótesis, el incremento en el C2 presente en la EEP se explicaría por mejores combinaciones de genes

favorables con el paso de los ciclos, puesto que habría mayor posibilidad de que existieran interacciones epistáticas entre genes principales y secundarios acumulados. Esto permitiría que la población respondiera de manera favorable no sólo a la presión de hongos 'conocidos' (que serían los hongos de la EEC donde se efectuó la selección), sino también a 'desconocidos' (que serían las supuestas nuevas razas existentes en la EEP para la cual la población no había sido seleccionada).

Con la segunda hipótesis, la explicación para que la ganancia en el C2 fuera mayor en la EEP que en la EEC, sería que en esta última la resistencia ya habría alcanzado un nivel tan alto en el C1 que sería mucho más difícil que se presentara ganancia en los ciclos siguientes. Esto es que para detectar la ganancia realizada serían necesarias otras alternativas de evaluación experimental más precisas. Dado que en la EEP la ganancia no había sido tan grande en el C1, sería mucho más fácil que existiera un incremento.

Con esa diferencia entre localidades, la observación de los valores de ganancia total obtenidos en las 2 localidades a lo largo de los 2 ciclos (Cuadro 5) muestra con claridad la eficiencia de la estrategia de selección utilizada dentro del programa de selección recurrente para incrementar la resistencia a Bl en

Cuadro 5. Valores de ganancia genética absoluta y porcentaje de la resistencia a Piricularia en la hoja (B) para el promedio, el porcentaje de plantas resistentes (% R) y el porcentaje de plantas intermedias (% I) en la población CNA-7, a lo largo de los tratamientos ciclo 0 (C0), 1 (C1) y 2 (C2) a través de datos obtenidos en los experimentos distribuidos en las localidades EEC y EEP, en dos fechas de siembra (EEC 1 y 2, y EEP 1 y 2).

Exp. ¹	Promedio ²												% Intermedia ²											
	(C0:C1) ³						(C1:C2) ⁴						(C0:C1) ³						(C1:C2) ⁴					
	Gs	%(C0)	Gs	%(C0)	Gs	%(C0)	Gs	%(C0)	Gs	%(C0)	Gs	%(C0)	Gs	%(C0)	Gs	%(C0)	Gs	%(C0)	Gs	%(C0)	Gs	%(C0)	Total ⁵	
EEC 1	0,63	29,72*	-0,11	-5,19ns	0,52	24,53*	0,12	16,44*	0,03	-4,11ns	0,09	12,33*	-0,11	-42,31*	0,03	11,54ns	-0,18	-69,23*						
EEC 2	0,58	24,47*	0,12	5,06ns	0,70	29,54*	0,20	32,26*	-0,04	6,45ns	0,24	38,71*	-0,20	-54,05*	-0,03	-8,11ns	-0,14	-37,84*						
Media EEC	0,60	26,79*	0,01	0,45ns	0,61	27,23*	0,16	23,53*	0,00	0,00ns	0,16	23,53*	-0,15	-48,39*	0,00	0,00ns	-0,16	-51,61*						
EEP 1	-0,03	-1,38ns	0,44	20,28*	0,41	18,89*	0,03	4,62ns	0,08	12,31ns	0,11	16,92*	-0,03	-8,82ns	-0,08	-23,55ns	-0,23	-67,65ns						
EEP 2	0,32	17,02ns	0,35	18,62ns	0,67	35,64*	0,06	8,70ns	0,08	11,59*	0,14	20,29*	-0,05	-17,24ns	-0,08	-27,59*	-0,16	-55,17*						
Media EEP	0,14	6,93ns	0,40	19,80*	0,54	26,73*	0,05	7,46ns	0,07	10,45*	0,12	17,91*	-0,04	-12,90ns	-0,07	-22,58*	-0,20	-64,52*						
Media general	0,37*	17,37*	0,20	9,39*	0,57	26,76*	0,11	16,42*	0,04	5,97*	0,15	22,39*	-0,10	-32,26*	-0,03	-9,68*	-0,18	-58,06*						

1. Experimentos en las dos localidades de evaluación EEC 1 y 2, y EEP 1 y 2.
2. Ganancias genéticas calculadas con base en datos originales. Las estadísticamente significativas a 95% de probabilidad por la prueba de Duncan se indican con * y no significativas con ns.
3. Ganancia genética del ciclo 0 para el ciclo 1 en términos reales (x) y en términos de % con relación a C0.
4. Ganancia genética del ciclo 1 para el ciclo 2 en términos reales (x) y en términos de % con relación a C0.
5. Ganancia genética total (del ciclo 0 para el ciclo 2) en términos reales (x) y en términos de % con relación a C0.

la población CNA-7. En la EEC la ganancia genética total (GsTotal) fue de 27,23% y en la EEP de 26,73% para el promedio de los grados; y de 23,53% y 17,91% para % R. Estos son incrementos que pueden considerarse altos al compararlos con el trabajo de Ceballos (1991), pero de nivel intermedio si se comparan con el trabajo de Diaz-Lago *et al.* (2002), que presentaron ganancias que variaron entre 41 y 64%.

Las interacciones altamente significativas entre localidad y época del análisis combinado (Cuadro 4) llevaron al análisis de los datos por localidad (Cuadro 6). Tanto en la EEC como en la EEP (Cuadro 6) fue posible verificar la diferencia significativa entre épocas de siembra lo cual lleva a afirmar que el conocimiento de la dinámica poblacional de las enfermedades es un factor que debe tenerse en cuenta. Los trabajos de Prabhu *et al.* (2001) proponen la elección de la época de siembra para variedades comerciales, lo cual sería una aplicación de este tipo de conocimiento. Estos argumentos fortalecen la idea de que la estrategia de selección adoptada en la conducción de la población CNA-7 fue adecuada pues fue posible hacer coincidir la época de selección con la alta presión de la enfermedad. Si con una diferencia de 10 días de siembra de una época a otra ya se verificó interacción significativa

en las respuestas, seguramente esa es una cuestión en la cual se debe profundizar más. Desde 1970, cuando se intentaba elaborar un mecanismo sencillo de captura de los hongos en el aire, ya se demostraba la intención de identificar y conocer la dinámica poblacional de los hongos (Yamaguchi, 1970).

Las diferencias entre tratamientos (ya presentadas) también pueden comprobarse en los Cuadros 7 y 8 en los cuales se presentan los análisis de varianza para cada experimento. Su análisis revela que los CVs obtenidos presentaron valores que variaron desde 3,10 hasta 11,62%. Se observa que los CVs más altos fueron para los datos de % I y que no hubo diferencia significativa entre repeticiones. La comparación entre los errores fue lo que permitió el análisis combinado de los datos (incluidos en el Cuadro 4).

Los cálculos de la heredabilidad realizada para la característica BI se presentan en las Figuras 1A, 1B y 1C con base en las regresiones lineales de los datos. Los valores de heredabilidad de 0,35; 0,29 y 0,50 se obtuvieron respectivamente para el promedio, la % I y % R.

Se comprueba que los datos obtenidos en la población CNA-7 fueron más grandes que los de Filippi y Prabhu (1997) en cuyo trabajo las heredabilidades oscilaron entre 0,16 y 0,26. Una posible explicación de ello es que

Cuadro 6. Cuadrados medios del análisis de varianza por localidad y coeficientes de variación (CV) para el promedio, el porcentaje de plantas resistentes (% R) y el porcentaje de plantas intermedias (% I) de la característica Piricularia en la hoja (Bl) en la población CNA-7 a través de datos obtenidos en los experimentos conducidos en la EEC y EEP en dos fechas de siembra (EEP 1 y 2).

Fuente de Variación	Gl	Estación Experimental Capivari - 1 ^a y 2 ^a épocas						Estación Experimental Palmital - 1 ^a y 2 ^a épocas					
		Promedio ¹			% Resistente ²			Promedio ¹			% Resistente ²		
		CM	F	CM	F	CM	F	CM	F	CM	F	CM	F
Rep	3	0,0032	0,91ns	0,0135	2,95ns	0,0057	1,84ns	0,0047	0,77ns	0,0090	2,00ns	0,0066	1,86ns
Trat	2	0,0958	26,76**	0,1193	26,00**	0,0781	24,94*	0,0713	11,48**	0,0519	11,51**	0,0353	9,95**
Época	1	0,0293	8,18**	0,0083	1,81ns	0,0062	1,99ns	0,1667	26,82**	0,0298	6,61*	0,0268	7,56*
Error	17	0,00358		0,0046		0,0031		0,0062		0,0045		0,0035	
CV		3,92		5,81		10,56		5,22		6,19		10,14	

1. ANDEVA con datos transformados por raíz de ($x+0,5$).

2. ANDEVA con datos transformados por arcosen de la raíz de ($x+0,05$).

Cuadro 7. Cuadrados medios del análisis de varianza individual y coeficientes de variación (CV) para el promedio, el porcentaje de plantas resistentes (% R) y el porcentaje de plantas intermedias (% I) de la característica Piricularia en la hoja (Bl) en la población CNA-7 a través de datos obtenidos en los experimentos conducidos en la EEC en dos fechas de siembra (EEC 1 y 2).

Fuente de Variación	Gl	Estación Experimental Capivara - 1 ^a y 2 ^a épocas						Estación Experimental Palmital - 1 ^a y 2 ^a épocas					
		Promedio ¹			% Resistente ²			Promedio ¹			% Resistente ²		
		CM	F	CM	CM	F	CM	CM	F	CM	F	CM	F
Rep	3	0,0048	1,06ns	0,0090	3,37ns	0,0048	3,08ns	0,0032	1,37ns	0,0071	1,90ns	0,0032	1,40ns
Trat	2	0,0485	10,65**	0,0302	10,74**	0,0180	11,48**	0,0546	23,3**	0,1030	27,60*	0,0717	31,32**
Error	6	0,0046		0,0028		0,0016		0,0023		0,0037		0,0022	
CV		4,52		4,48		7,71		3,10		5,35		8,76	
Media		1,49		1,18		0,51		1,56		1,14		0,55	

1. ANDEVA con datos transformados por raíz de ($x+0,5$).
2. ANDEVA con datos transformados por arcosen de la raíz de ($x+0,05$).

Cuadro 8. Cuadros medios del análisis de varianza individual y coeficientes de variación (CV) para el promedio, el porcentaje de plantas resistentes (% R) y el porcentaje de plantas intermedias (% I) de la característica Piricularia en la hoja (Bl) en la población CNA-7 a través de datos obtenidos en los experimentos distribuidos en la EEP en dos fechas de siembra (EEP 1 y 2).

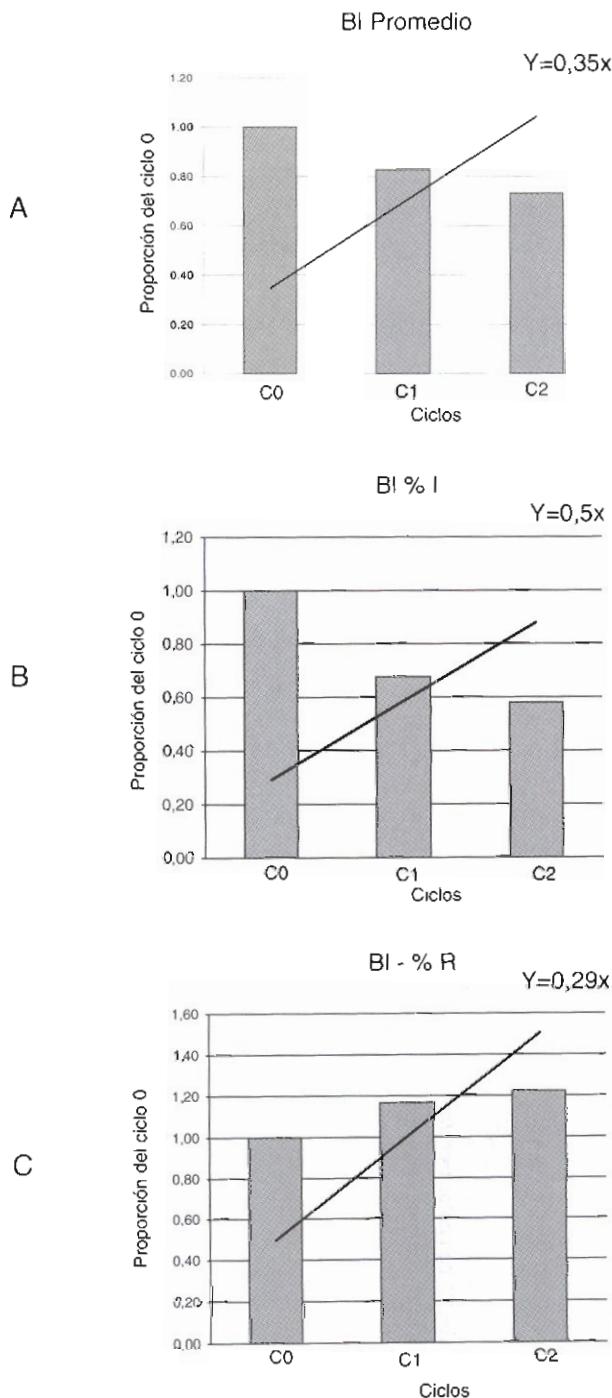
Fuente de Variación	Gl	Estación Experimental Capivara - 1 ^a y 2 ^a épocas						Estación Experimental Palmital - 1 ^a y 2 ^a épocas								
		Promedio ¹			% Resistente ²			% Intermedia ²			Promedio ¹			% Resistente ²		
		CM	F	CM	F	CM	F	CM	F	CM	F	CM	F	CM	F	CM
Rep	3	0,0072	2,93ns	0,0117	1,89ns	0,0099	1,92ns	0,0031	0,33ns	0,0042	1,44ns	0,0016	0,77ns			
Trat	2	0,0240	9,78*	0,0219	3,53ns	0,0145	2,80ns	0,0552	5,82ns	0,0307	10,67**	0,0213	9,90*			
Error	6	0,0024		0,0062		0,0052		0,0095		0,0028		0,0020				
CV		3,12		7,50		11,62		6,85		4,79		8,37				
Media		1,59		1,05		0,62		1,43		1,12		1,05				

1. ANDEV/A con datos transformados por raíz de ($x+0,5$).

2. ANDEV/A con datos transformados por arcosen de la raíz de ($x+0,05$).

3. EEC 1 y 2, y EEP 1 y 2 son los dos experimentos en las dos localidades de evaluación.

Figura 1. Gráficas con regresión lineal de la resistencia a Piricularia en la hoja (BI) en la población CNA-7 a lo largo de los ciclos 0, 1 y 2 del Programa de Mejoramiento, donde el valor 'b' de las fórmulas representa la heredabilidad realizada para el promedio (A), la % I (B) y % R (C).



en la CNA-7 la estrategia de selección de plantas con grados entre 0-3, podría rescatar de manera mayoritaria genes principales si lo comparamos con la estrategia de la otra población, que era seleccionar plantas con resistencia parcial, o sea, con grados ≥ 4 en la escala IRRI (1988).

Piricularia en el cuello de la panícula (NBI)

El primer cuadro (Cuadro 9) de los análisis de la característica Piricularia en el cuello de la panícula presenta los datos de 200 plantas/experimento para el promedio de los grados, el % R y el % I. Las letras representan los resultados de las pruebas de Duncan a 95% de probabilidad: las iguales representan igualdad entre tratamientos en términos estadísticos. Se dan casos donde estas letras no se presentan debido a la falta de los criterios de homocedasticidad de varianzas que posibilitarían los análisis.

Aunque existe una tendencia a creer que se presentó ganancia de la resistencia a NBI en la localidad EEP, con base en la observación de los datos del promedio en el Cuadro 9 (1,62; 1,51; 1,16), los análisis de varianza individuales demuestran que esto no pudo comprobarse estadísticamente.

A diferencia del análisis de la característica BI (ya presentada), en el cual fue posible mostrar un

análisis combinado de los datos, los análisis de NBI tuvieron que efectuarse por localidad y por experimento, de forma separada.

Tanto para los experimentos realizados en la EEC como en la EEP, se destaca la importancia de la época de siembra en la evaluación de la característica NBI, cuando se detecta diferencia significativa en la fuente de variación 'época' del análisis de varianza (Cuadro 10). Los datos para el promedio del Cuadro 9, por ejemplo, señalan que en la media EEC en la primera época (EEC-1) fue de 0,62, mientras que en la segunda (EEC-2) fue de 0,33. Estos datos se corroboran con lo que describe Ou (1985) cuando afirma que para la característica NBI, en particular, la época de siembra parece tener gran influencia.

En el Cuadro 9 se debe también considerar que si se suman los datos de % R y % I para cada uno de los ciclos, es posible percibir indirectamente que desde el ciclo 0 la población CNA-7 ya presentó un bajo grado de susceptibilidad, lo cual indica que también para NBI fue buena la selección de los progenitores utilizados. Este cálculo se obtuvo sumando el valor medio de % R con el valor medio de % I en la EEC ($0,94+0,03$) que es igual a 0,97. Por lo tanto, los 0,03 que restan para llegar a los 100% representan la cantidad de plantas susceptibles encontradas en el ciclo 0 de la EEC.

Cuadro 9. Datos de Piricularia en el cuello de la panícula (NBI) para el promedio, el porcentaje de plantas resistentes (% R) y el porcentaje de plantas intermedias (%) de los tratamientos Ciclo 0 (C0), 1 (C1) y 2 (C2) de la población CNA-7, en los experimentos distribuidos en las localidades EEC y EEP, en dos fechas de siembra (EEC 1 y 2, y EEP 1 y 2).

Experimento ³	Promedio ¹				% Resistente ²				% Intermedia ²			
	C0 ⁴	C1 ⁴	C2 ⁴	Media ^{5,6}	C0 ⁴	C1 ⁴	C2 ⁴	Media ^{5,6}	C0 ⁵	C1 ⁵	C2 ⁵	Media ^{5,6}
EEC 1	0,43 b	0,96 a	0,48 b	0,62 A	0,92 a	0,88 a	0,93 a	0,91 A	0,04 a	0,06 a	0,03 a	0,05 A
EEC 2	0,35 a	0,39 a	0,26 a	0,33 B	0,96 a	0,95 a	0,97 a	0,96 A	0,01 a	0,03 a	0,02 a	0,03 B
Media EEC	0,39 b	0,68 a	0,37 b	0,48	0,94 a	0,92 a	0,95 a	0,94	0,03 a	0,04 a	0,03 a	0,04
EEP 1	1,43 a	1,28 a	0,99 a	1,23 A	0,84 a	0,85 a	0,89 a	0,86 A	0,09 a	0,11 a	0,04 b	0,08 A
EEP 2	1,81 a	1,74 a	1,34 a	1,63 B	0,78 a	0,80 a	0,85 a	0,81 B	0,11 a	0,13 a	0,10 a	0,12 B
Media EEP	1,62 a	1,51ab	1,16 b	1,43	0,81 b	0,83ab	0,87 a	0,84	0,10ab	0,12a	0,08 b	0,10
Media General	1,04	1,07	0,85		0,87	0,87	0,91		0,07	0,09	0,05	

1. ANDEVA con datos transformados por raíz de $(x+0,5)$.
2. ANDEVA con datos transformados por arcosen de la raíz de $(x+0,05)$.
3. EEC 1 y 2, y EEP 1 y 2 son los dos experimentos en las dos localidades de evaluación.
4. Comparación entre tratamientos (horizontal).
5. Comparación entre épocas/localidad (vertical, letras mayúsculas al lado de los valores).
6. No fue posible realizar la comparación entre datos de media de localidad en la EEP, ni de media general porque no se cumplieron los criterios de homocedasticidad de varianza.

Cuadro 10. Cuadrados medios del análisis de varianza por localidad y coeficientes de variación (CV) para el promedio, el porcentaje de plantas resistentes (% R) y el porcentaje de plantas intermedias (% I) de la característica Piricularia en el cuello de la panícula (NBI) en la población CNA-7 a través de datos obtenidos en los experimentos conducidos en la EEC y EEP en dos fechas de siembra (EEC 1 y 2), (EEP 1 y 2).

Fuente de Variación	Gl	Estación Experimental Capivara - 1 ^a y 2 ^a épocas						Estación Experimental Palmital - 1 ^a y 2 ^a épocas								
		Promedio ¹			% Resistente ²			% Intermedia ²			Promedio ¹			% Resistente ²		
		CM	F	CM	F	CM	F	CM	F	CM	F	CM	F	CM	F	CM
Rep	3	0,0100	1,21ns	0,0049	0,54ns	0,0009	0,62ns	0,0098	0,47ns	0,0018	0,29ns	0,0003	0,12ns			
Trat	2	0,0547	6,60**	0,0067	0,74ns	0,0022	1,51ns	0,0590	2,82ns	0,0208	3,19ns	0,0086	3,16ns			
Época	1	0,1197	14,45**	0,0021	2,24ns	0,0108	7,42*	0,1221	5,84*	0,0429	6,58*	0,0174	6,33*			
Error	17	0,0082		0,0096		0,0014		0,0209		0,0065		0,0027				
CV		9,28		6,90		13,29		10,47		6,52		13,26				

1. ANDEVA con datos transformados por raíz de ($x+0,5$).

2. ANDEVA con datos transformados por arcosen de la raíz de ($x+0,05$).

Cuadro 11. Cuadrados medios del análisis de variación (CV) para el promedio, el porcentaje de plantas resistentes (% R) y el porcentaje de plantas intermedias (% I) de la característica Piricularia en el cuello de la panícula (NBI) en la población CNA-7 a través de datos obtenidos en los experimentos distribuidos en la EEC en dos fechas de siembra (EEC 1 y 2).

Fuente de Variación	Rep	Estación Experimental Capivara - 1 ^a y 2 ^a épocas						Estación Experimental Pamplona - 1 ^a y 2 ^a épocas						Estación Experimental Pamplona - 1 ^a y 2 ^a épocas					
		Promedio ¹			% Resistente ²			% Intermedia ²			Promedio ¹			% Resistente ²			% Intermedia ²		
		Gi	CM	F	CM	F	CM	F	CM	F	CM	F	CM	F	CM	F	CM	F	
Rep	3	0,0178	2,59ns	0,0044	0,43ns	0,0021	0,81ns	0,0025	0,88ns	0,0008	0,32ns	0,0007	1,88ns	0,0003	1,20ns	0,0009	2,47ns		
Trat	2	0,0730	10,75*	0,0098	0,97ns	0,0019	0,74ns	0,0064	2,23ns	0,0003	0,002	0,002	0,003	0,002	0,002	0,002	0,003		
Error	6	0,0068		0,010		0,0026		0,0029											
CV		7,88		7,33		16,56		5,93											
Media		1,05		1,37		0,31		0,91											

1. ANDEVA con datos transformados por raíz de ($x+0,5$).

2. ANDEVA con datos transformados por arcosen de la raíz de ($x+0,05$).

3. Datos originales.

Para la característica NBI, diferente de BI, no fue posible demostrar si los valores promedios o los porcentuales eran más adecuados para utilizarse en este tipo de análisis.

Con relación a los análisis de varianza por experimento (Cuadros 11 y 12), se observaron pocos casos en los cuales se presentara diferencia significativa entre los tratamientos. La comparación entre las letras en la horizontal de la media de EEC del Cuadro 9 lo muestra con claridad. Con los promedios, que oscilaron entre 0,39; 0,68; y 0,37 a lo largo de los ciclos, fue posible calcular las ganancias genéticas y verificar que apenas en la EEC, la resistencia a NBI de la población disminuyó en el primer ciclo ($GsC0:C1 = -74\%$) y después volvió a aumentar en el segundo ciclo ($GsC1:C2 = +79\%$) para el promedio. La imposibilidad de calcular ganancias para las otras características indica que no fue posible detectar con confiabilidad estadística, ganancia de la resistencia a NBI en la población CNA-7 utilizando la estrategia de selección ya descrita.

Los datos indican, por lo tanto, que la estrategia de selección adoptada no fue eficiente para incrementar la característica NBI dentro de la población CNA-7.

La explicación de ello podría encontrarse en los siguientes factores:

Problemas en la evaluación. Un factor sería que como el análisis de la característica NBI se basa en el porcentaje de granos estériles, sería factible que se presentara una confusión en el momento de la evaluación por un mimetismo del síntoma de la enfermedad con los granos androestériles existentes en la población (Guimarães *et al.*, 1995). La otra posibilidad sería que como la escala de evaluación de Piricularia en el cuello de la panícula describe el grado 0 como 'planta sin incidencia'; el grado 1 como 'menos de 5% de panículas infectadas', el grado 3 como '5-10% de panículas infectadas', es posible imaginar la dificultad de ser exacto durante la evaluación.

Una dificultad adicional en la evaluación de la característica NBI se presenta en las casas de malla. Por ejemplo, Prabhu (comunicación personal) comenta que aún se busca una metodología adecuada para que la inoculación sea eficiente, y en algunas publicaciones se dan sugerencias para que sistemas alternativos para evaluación de Piricularia en el cuello de la panícula y en la hoja se investigen y desarrollen (Filippi y Prabhu, 1997).

Influencia del ambiente. Otro factor que pudo imposibilitar la detección de ganancia genética

Cuadro 12. Cuadrados medios del análisis de varianza individual y coeficientes de variación (CV) para el promedio, el porcentaje de plantas resistentes (% R) y el porcentaje de plantas intermedias (% I) de la característica Piricularia en el cuello de la panícula (NBI) en la población CNA-7 a través de datos obtenidos en los experimentos distribuidos en la EEP en dos fechas de siembra (EEP 1 y 2).

Fuente de Variación	GI	Estación Experimental Capivara - 1 ^a y 2 ^a épocas						Estación Experimental Palmital - 1 ^a y 2 ^a épocas					
		Promedio ¹		% Resistente ²		% Intermedia ²		Promedio ¹		% Resistente ²		% Intermedia ²	
		CM	F	CM	F	CM	F	CM	F	CM	F	CM	F
Rep	3	0,0215	1,30ns	0,0047	0,94ns	0,0016	1,98ns	0,0083	0,26ns	0,0034	0,33ns	0,00100	0,22ns
Trat	2	0,0270	1,67ns	0,0109	2,17ns	0,0104	12,81**	0,0317	0,98ns	0,0099	0,96ns	0,00138	0,29ns
Error	6	0,0160		0,005		0,0008		0,0324		0,0102		0,0047	
CV		9,85		5,55		7,74		12,39		8,48		16,32	
Media		1,31		1,27		0,36		1,45		1,19		0,42	

1. ANDEVA con datos transformados por raíz de ($x+0,5$).

2. ANDEVA con datos transformados por arcosen de la raíz de ($x+0,05$).

para la característica NBI, sería la gran influencia del ambiente durante la evaluación de los datos. Con relación al ambiente se sabe que en la EEC es usual la siembra de materiales de tierras altas, mientras que en la EEP se utiliza el arroz de riego, y podría suponerse que las razas de hongos que se desenvuelven en uno y otro sitio difieren entre sí. La diferencia entre las localidades EEC y EEP no pudieron ser estadísticamente comprobadas en este experimento pues los análisis no cumplieron con la premisa de homogeneidad de las varianzas. Con relación a la época de siembra se sabe que la característica NBI se ve más afectada que BI (Ou, 1985; Veillet y Filippi, 1993). Todas esas influencias ambientales podrían ser ocasionadas por las diferentes frecuencias o distribuciones de las razas del patógeno en la localidad y época.

Comparando los datos de la CNA-7 del experimento de 2001/02 con los datos obtenidos en 1997/98 para las familias S_{02} , se nota que en aquella época el promedio del ciclo 0 era de 5,02 (Badan *et al.*, 2000) mientras que el de ahora es mucho más bajo, lo que refuerza más la presunción de la influencia del ambiente.

Varios trabajos corroboran esta idea. Alvarez (1995), por ejemplo, justifica la falta de ganancia genética de la resistencia en la población con la

cual trabajaba por un supuesto cambio en la población del patógeno en la localidad donde se realizaban las evaluaciones de un año a otro; y Gatica (1993) en su población de maíz explica la alteración en la población del patógeno de un ambiente a otro.

Una conjectura más podría surgir en relación con la distribución de la enfermedad de manera desigual en el campo, lo que incrementaría el error experimental y dificultaría la demarcación entre los tratamientos.

Estrategia de selección. La selección truncada para plantas con grado debajo de 3, la misma estrategia utilizada en la población GC-91, ya había funcionado. En 1995 Guimarães *et al.* (1995) lograron incrementar la resistencia a Piricularia en términos de % R, desde 21,11 (C0) a 36,78 % (C1), por lo que era de esperarse que seguiría funcionando. De todos modos, una consulta a la bibliografía de la genética de BI y NBI podría arrojar alguna otra idea de cómo estaría funcionando esto o si puede estar presentándose algún tipo de influencia de una selección sobre la otra.

Selección simultánea de las características BI y NBI

La selección simultánea de varias características es una tarea bastante complicada. Por esa razón cuando se creó la población CNA-7 la idea era

primero garantizar la obtención de la resistencia, y solamente después seleccionar para otras características de interés pues la varianza de la población se mantendría a un nivel adecuado, o la población creada podría servir como base para nuevos cruzamientos.

A pesar de que la característica resistencia a Piricularia se plantea como única, las formas desiguales del ataque de la enfermedad se consideran como distintas fases: la resistencia a la hoja y la resistencia al cuello de la panícula (Veillet y Filippi, 1993), incluso en los varios programas de mejoramiento que siempre las seleccionan por separado.

En la literatura, hasta hoy, las correlaciones genéticas entre ellas no son muy claras.

Bonmann *et al.* (1989) encontraron correlaciones positivas entre BI y NBI. En la misma población CNA-7, con la cual se trabaja en la actualidad, se encontró una asociación positiva entre las características BI y NBI (Badan *et al.*, 2001), lo que significó que la mayoría de las líneas $S_{0:1}$ evaluadas en el año 2000 resultaran resistentes tanto para BI como para NBI. Sin embargo, llama la atención el hecho de que utilizando la misma estrategia de selección se observó ganancia para la característica BI y no para NBI.

¿Sería posible pensar que las interacciones intra o

interalélicas podrían estar influyendo en estos resultados o se atribuiría apenas al efecto ambiental o de mala evaluación, como se describió anteriormente?

Veillet y Filippi (1993) al analizar la población CNA-IRAT 5, describieron que la heterosis positiva encontrada llevó a la conclusión de que los híbridos serían siempre más resistentes a Piricularia que las líneas puras, independientemente del método de selección utilizado. También explican que los efectos de dominancia no podrían explicar la heterosis para BI. Para NBI fue imposible explicar con claridad su efecto sólo con base en los componentes de resistencia en la hoja. Así que sería posible creer que la característica NBI tendría mayor influencia de la interacción de genes de dominancia, lo que proporcionaría mayor heterosis, mientras que para la característica BI, el efecto aditivo de los genes ya estaría siendo eficiente para que la selección recurrente fuera eficiente. Estas son discusiones que se deben aclarar en trabajos futuros.

Otro factor importante sería que el tipo de familia donde se están realizando las evaluaciones tal vez podría estar influyendo en el tipo de reacción observada. Cuando se evalúan familias $S_{0:1}$, estas presentan un número de homocigotos mucho mayor que las S_0 . ¿No podrían ser los heterocigotos los responsables por la resistencia a NBI?

Una suposición más es la de las interacciones interalélicas. La estrategia de selección utilizada posiblemente estaría eliminando alelos importantes pues ya se sabe que la selección para genes principales resulta en la eliminación de genes secundarios (Van der Plank, 1978). ¿Tendrían los genes secundarios una gran importancia para la característica NBI?

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

A través de los estudios realizados se verificó que la población CNA-7 presentó buenos incrementos en el grado de resistencia a Bl a lo largo de dos ciclos de selección, al emplearse la estrategia de selección de plantas con grados de 0-3 bajo fuerte presión del inóculo en el campo. Sin embargo, lo mismo no ocurrió para la característica NBI. Se propone que se perfeccione la metodología de evaluación y del análisis de los datos de NBI. Una sugerencia sería el análisis de varianza cartográfico para intentar al máximo disminuir el efecto ambiental (Duarte, 2000), o buscar otras alternativas como las propuestas por Díaz-Lago *et al.* (2002).

Los bajos grados de incidencia de la enfermedad, tanto para Bl como para NBI, indican que la elección de los progenitores ha sido bastante eficiente en el sentido de

incrementar la resistencia de la población. Con el grado existente, ya sería posible utilizar la población CNA-7 para la selección de otras características, así como fuente de nuevos progenitores para otros cruzamientos.

La diferencia de comportamiento de la población en distintas localidades, para la característica Bl, indica que la durabilidad de la resistencia tal vez sea otro factor que deba ser asistido en la población.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a los Drs. Anne S. Prabhu y Rosana Figueroa por sus valiosos auxilios durante la conducción y los análisis del trabajo.

REFERENCIAS

- Amézquita, M. C.; Guimarães, E. P.; Correa-Victoria, F.; y Lema, G. 1996. Análise de dados categóricos. 2. Uso de um modelo logístico para avaliação de progresso genético para resistência à brusone. En: Pinheiro, B. S. y Guimarães, E. P. (eds.). Arroz na América Latina: Perspectivas para o incremento da produção e do potencial produtivo. Embrapa-CNPAF, Goiânia, Brasil. p. 66.
- Alvarez, R. 1995. Evaluación de dos ciclos de selección recurrente em una población de maíz resistente al buzano cogollero (*Sodoptera frugiperda*). Tesis, MSc. Universidad Central de Venezuela, Maracay, Venezuela. 74 p.

- Badan, A. C. C.; Geraldi, I. O.; Guimarães, E. P.; y Ospina-Rey, Y. 1998. Estimativa do tamanho efetivo de amostra ideal para caracterizar uma população de arroz para as características peso de panículas e peso de 100 grãos. *Genetics and Molecular Biology* 21:246.
- Badan, A. C. C.; Guimarães, E. P.; y Prabhu, A. S. 2000. Recurrent selection to develop blast resistant lines in rice. En: *Durable Resistance Symposium*. Ede Wageningen, Holanda. p. 143.
- Badan, A. C. C.; Guimarães, E. P.; Prabhu, A. S.; y Zimmermann, F. J. P. 2001. Associação entre brusone na folha e na panícula em arroz de terras altas. En: *Congresso de melhoramento genético de plantas*, Goiânia, GO, Brasil. Disponible: <http://www.sbmp.org.br/cbmc2001/area1/01Resumo50.htm> (Jan. 21, 2003).
- Baker, R. J. 1988. Tests for crossover genotype-environmental interactions. *Canadian J. of Plant Sci.* 68: 405-410.
- Bauske, E. M.; Kolb, F. L.; Hewings, A. D.; y Cisar, G. 1994. Modified recurrent selection for barley yellow dwarf virus tolerance in winter wheat. *Crop Sci.* 34(2):371-375.
- Bonmann, J. M.; Estrada, B. A.; y Bandong, J. M. 1989. Leaf and neckblast resistance in tropical lowland rice cultivars. *Plant Disease* 73(5):388-390.
- Box, G. E. P. y Cox, D. R. 1964. An analysis of transformations. *Journal of Royal Statistical Society* 26: 211-252.
- Breseghello, F.; Rangel, P. H.; y Morais, O. P. 1999. Ganho de produtividade pelo melhoramento genético do arroz irrigado no nordeste do Brasil. *Pesq. Agropec. Bras.* 34(3):399-407.
- Ceballos, H. (s.f.). Genética cuantitativa y fitomejoramiento. Universidad Nacional de Colombia, Palmira, Colombia. p. VII-21.
- Ceballos, H.; Deutsch, J. A.; y Gutiérrez, H. 1991. Recurrent selection for resistance to *Exserohilum turcicum* eight subtropical maize populations. *Crop Sci.* 31:964-971.
- Châtel, M. y Guimarães, E. P. 1998. Catalogue registration to manage rice gene pool and population improvement. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. 55 p.
- Correa-Victoria, F.; Guimarães, E. P.; y Martínez, C. P. 1997. Caracterización de la estructura genética y la virulencia de *Pyricularia grisea* Sacc. para desarrollar variedades resistentes al añublo del arroz. En: Guimarães, E. P. (ed.). *Selección recurrente en arroz*. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 203-215.
- Courtois, B.; Nelson, R.; y Roumen, E. 1997. Creación de una acervo genético para mejorar la resistencia parcial a la Piricularia en el arroz de secano mediante selección recurrente. En: Guimarães, E. P. (ed.). *Selección recurrente en arroz*. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 189-202.

- Diaz-Lago, J. E.; Stuthman, D. D.; y Abadie, T. E. 2002. Recurrent selection for partial resistance to crown rust in oat. *Crop Sci.* 42:1475-1482.
- Duarte, J. B. 2000. Sobre o emprego e a análise estatística do delineamento em blocos aumentados no melhoramento genético vegetal. Tesis, PhD. Escola Superior Agricultura "Luiz de Queiroz", Piracicaba, Brasil. 293 p.
- Falconer, D. S. 1968. *Introduction to quantitative genetics*. MacLohose and Company, Glasgow. 365 p.
- Filippi, M. C. y Prabhu, A. S. 1997. Selección recurrente para resistencia parcial a *Piricularia grisea* Sacc. en arroz en Brasil. En: Guimarães, E. P. (ed.). *Selección recurrente en arroz*. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 177-187.
- Frohlich, G. y Rodewald, W. 1970. *Enfermedades de las plantas tropicales. Disipación y Lucha*, México. p. 151-153.
- Garcia, P. J. 1995. Efectos de la selección recurrente de familia de hermanos completos sobre poblaciones de maíz (*Zea mays* L.). Tesis, M.Sc. Universidad Central de Venezuela, Maracay, Venezuela. 89 p.
- Gatica, H. 1993. Evaluación de cuatro ciclos de selección recurrente en una población de maíz resistente a "punta loca". Tesis, MSc. Universidad Central de Venezuela, Maracay, Venezuela. 58 p.
- Guimarães, E. P.; Correa-Victoria, F. J.; y Tulande, E. 1995. CG-91. A broad-based rice synthetic population for blast (*Pyricularia grisea* Sacc.) resistance. *Revista Brasileira de Genética* 18(4):533-561.
- Guimarães, E. P. y Correa-Victoria, F. J. 1997. Utilización de la selección recurrente para desarrollar resistencia a *Pyricularia grisea* Sacc. en arroz. En: Guimarães, E. P. (ed.). *Selección recurrente en arroz*. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 165-175.
- Hartley, H. O. 1950. The maximum F-ratio as a short-cut test for heterogeneity of variance. *Biometrika* 37:308-312.
- IRRI. 1988. *Standard Evaluation system for rice*. 3rd. ed. Los Baños, Filipinas. 54 p.
- Laurentin, H. E. 1996. Evaluación del efecto de dos ciclos de selección recurrente sobre el rendimiento en una población de ajonjolí (*Sesamum indicum* L.). Tesis, MSc. Universidad Central de Venezuela, Maracay, Venezuela. 81 p.
- Leung, H. y Shi, Z. 1994. Genetic Regulation of sporulation in the rice blast fungus. En: Zeigler, R. S.; Leong, S. A.; y Teng, P. S. *Rice blast disease*. International Rice Research Institute (IRRI), Los Baños, Philippines. p. 35-50.
- Morais, O. P. y Rangel, P. H. N. 1997. Melhoramento de arroz no Brasil. En: Abreu, A. F. B.; Gonçalvez, F. M. A.; Marques Jr., O. G.; y Ribeiro, P. H. E. (eds.). *Simpósio sobre atualização em genética e melhoramento de plantas*. Universidade Federal de Lavras (UFLA), Lavras, Brasil. p. 148-166.

- Morais, O. P.; Zimmermann, F. J. P.; y Rangel, P. H. N. 2000. Evaluación de ganancias observadas en selección recurrente. En: Guimarães, E. P. (ed.). Avances en el mejoramiento poblacional en arroz. Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antonio de Goiás, Goiás, Brasil. p. 21-35.
- Notteghen, J. L. 1981. Cooperative experiment on horizontal resistance to rice blast. En: International Rice Research Institute (IRRI). Blast and upland rice: report and recommendations from the meeting for international collaboration in upland rice improvement. Los Baños, Filipinas. p. 43-51.
- Ou, S. H. 1985. Rice disease. 2nd. ed. CAB International Wallingford Oxon Press, UK. 380p.
- Prabhu, A. S.; Filippi, M. C.; y Ribeiro, A. S. 1999. Doenças e seu controle. En: Vieira, N. R. A.; Santos, A. B.; Sant'ana, E. P. (eds.). A cultura do arroz no Brasil. Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás. p. 262-307.
- Prabhu, A. S.; Guimarães, C. M.; y Berni, R. F. 2001. Influência da época de plantio no controle da brusone en folhas de arroz de terras altas. Embrapa Arroz e Feijão. Pesquisa em Foco, n. 56. Disponible: <http://www.cnpaf.embrapa.br/negocios/emfoco/pqfoc56.htm> (Dic. 29, 2002).
- SAS. 2000. User's guide, version 8. SAS Institute, Cary, NC.
- Salter, R.; Miller-Garvin, J. E.; y Viana, D. R. 1994. Breeding for resistance to alfalfa root rot caused by *Fusarium* species. Crop Sci. 34(5):1213-1217.
- Santos, P. G.; Soares, P. C.; Soares, A. A.; Morais, O. P.; y Cornélio, V. M. O. 1999. Avaliação do progresso genético obtido em 22 anos no melhoramento do arroz irrigado em Minas Gerais. Pesq. Agropec. Bras. 34(10):1889-1896.
- Soares, A. A.; Santos P. G.; Morais, O. P.; Soares, P. C.; Reis, M. S.; y Souza, M. D. 1999. Progresso genético obtido pelo melhoramento do arroz de sequeiro em 21 anos de pesquisa em Minas Gerais. Pesq. Agropec. Bras. 34(3):415-424.
- Van der Plank. 1978. Genetic and molecular basis of plant patogénesis. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag. 167 p.
- Veillet, S. y Filippi, M. C. 1993. Combined genetic analysis of partial blast resistance in upland rice population and recurrent selection for line and hybrid values. En: Veillet, S. Organization of the genetic variability and recurrent selection in rice (*Oryza sativa* L.). Tesis, PhD. L'Institut National Agronomique, Paris, Francia. 125 p.
- Vencovsky, R.; Morais, A. R.; Garcia, J. C.; y Teixeira, N. M. 1986. Progresso genético em vinte anos de melhoramento do milho no Brasil. Congresso nacional de milho e sorgo. 16. Belo Horizonte. Anais... Sete Lagoas. EMBRAPA-CNPMS. p. 300-306.
- Yamaguchi, T. 1970. Forecasting techniques of rice blast. Jap. Agric. Res. Q. 5:26-30.
- Yap, I. 2000. Disponible: <http://www.ascus.plbr.cornell.edu/blastdb/about/html/> (Abril 8, 2001).

CAPÍTULO 17



Efectos de la Selección y de las Recombinaciones en una Población de Arroz de Secano¹

Yolima Ospina

Yolima Ospina²

Elcio Perpétuo Guimarães³

Marc Châtel⁴

Myriam Cristina Duque⁵

1. Parte del trabajo de tesis de maestría de la primera autora.
2. Asistente de investigación del proyecto Arroz del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), A. A. 6713, Cali, Colombia.
Correo electrónico: y.ospina@cgiar.org
3. Investigador de “Embrapa Arroz e Feijão”, actualmente en la “Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación” (FAO), Senior Officer Cereal/Crops Breeding, Viale delle Terme di Caracalla, 00100 Roma, Italia.
Correo electrónico: elcio.guimaraes@fao.org
4. Fitomejorador de arroz del “Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement—Département des cultures annuelles” (CIRAD-CA) en el proyecto arroz CIRAD/CIAT, A. A. 6713, Cali, Colombia.
Correo electrónico: m.chatel@cgiar.org
5. Consultora estadística del proyecto Arroz del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), A. A. 6713, Cali, Colombia.

Contenido

Resumen

Abstract

Introducción

Dónde, cómo y qué materiales se utilizaron

Cómo se discutieron los resultados

Comportamiento de las poblaciones en suelos ácidos

Respuesta a la selección y a las recombinaciones

- Número de días a la floración del 50% de las panículas (FL)
- Rendimiento de grano (RDTO)
- Peso de diez panículas (PPA) y número de granos llenos (GL)
- Número de granos vacíos (GV)
- Altura de plantas (HT)
- Número de tallos por metro cuadrado (TAM)
- Peso de 1000 granos (P1000)

Discusión general y recomendaciones

Referencias

RESUMEN

El desarrollo de estudios que permitan conocer más a fondo el funcionamiento del mejoramiento poblacional en arroz es extremadamente útil para los trabajos realizados en América Latina en esta etapa. Este capítulo presenta el efecto de la selección y de tres recombinaciones (una antes del ciclo de selección y dos después de la misma), en la población de arroz de secano PCT-4 desarrollada para adaptarse a suelos ácidos. Para determinar estas respuestas se evaluaron en dos ambientes o tratamientos de cal dolomítica las siguientes variables: reacción a la acidez (AC); número de días a la floración del 50% de las panículas (FL); rendimiento de grano (RDTO); peso de diez panículas (PPA); número de granos llenos (GL) y vacíos (GV); altura de plantas (HT); número de tallos por metro cuadrado (TAM) y peso de mil granos (P1000). Los datos de FL y GV fueron estadísticamente menores cuando se aplicó menos cal y los de RDTO, GL y PPA menores para el mayor nivel de cal. Las características RDTO, PPA, GV, GL, HT, TAM y P1000 no presentaron cambios en sus comportamientos cuando se sometieron a un ciclo de selección recurrente. Los efectos de las recombinaciones fueron variables para RDTO y GV; dos recombinaciones produjeron efectos positivos no obstante que ocurrió lo contrario para FL. Tres recombinaciones produjeron efectos negativos en la FL y en el RDTO, y positivo en la HT. En general, no se observó una clara tendencia en la dirección de estos efectos lo cual permite concluir que para la PCT-4 no se recomienda hacer más que una recombinación entre ciclos de selección recurrente.

EFFECTS OF SCREENING AND RECOMBINATIONS ON AN UPLAND RICE POPULATION

ABSTRACT

At this stage of the populational breeding use in Latin America it is important to carry out basic studies to allow an in-depth knowledge of how the method is working in rice. This chapter describes the effect of one recurrent selection cycle and three recombinations (one before selection and two after it) in the upland rice population PCT-4, developed for acid soil conditions. The study was carried out in two environments or treatments with different levels of lime. To determine the responses to selection the variables measured were: reaction to soil acidity (AC); number of days to 50% flowering (FL); grain yield (RDTO); ten panicles weight (PPA); number of filled (GL) and empty grains (GV); plant height (HT); number of tiller per square meter (TAM); and 1000 grain weight (P1000). FL and GV were statistically smaller when less lime was applied; RDTO, GL and PPA were smaller in the higher level of lime. Under one cycle of recurrent selection RDTO, PPA, GV, GL, HT, TAM and P1000 did not present changes in behavior. The recombination effects were variable, for RDTO and GV two recombinations produced positive effects but for FL it was contrary. Three recombinations caused negative effects in FL and RDTO and positive in HT. In general, there was not a clear trend towards positive or negative effects. Thus we can conclude that for PCT-4, it is not recommended to apply more than one recombination between recurrent selection cycles.

INTRODUCCIÓN

Históricamente, el mejoramiento de plantas autógamas se ha concentrado en utilizar los métodos convencionales de hibridación como cruces y retrocruces entre dos, tres o cuatro progenitores, y cuyas descendencias se seleccionan y llevan a la homocigosis, a través del pedigree, del método masal o del masal modificado. Debido a las dificultades en realizar un gran número de cruzamientos manuales, los métodos poblacionales casi nunca se han utilizado para mejorar esos cultivos (Fehr, 1987).

Para el arroz, Fujimaki (1979) propuso el uso del mejoramiento poblacional a través de la selección recurrente con el apoyo de la androesterilidad. Châtel y Guimarães (1997) lo implementaron a través del desarrollo de varias poblaciones de amplia base genética y de su diseminación a los programas de mejoramiento genético de arroz de América Latina.

De acuerdo con Hull (1945), la selección recurrente significaría selección de generación tras generación, con mayores posibilidades de intercruzamiento de los individuos seleccionados para dar mayores posibilidades de recombinación de genes, incrementando la frecuencia de alelos favorables y en consecuencia, la probabilidad de

obtener líneas superiores en la población de bajo mejoramiento.

Al ser la selección recurrente un proceso dependiente de una gran cantidad de cruzamientos o de la alogamia en la fase de recombinación, su aplicación en el mejoramiento de especies autógamas depende más de la adaptación de la especie a la alogamia, que de una adaptación del método a las especies autógamas.

Para conseguir que en arroz las recombinaciones ocurrieran de la manera deseable, tanto al momento de crear las poblaciones como durante los ciclos de recombinación en el proceso de mejoramiento poblacional, se ha utilizado el gen recesivo de androesterilidad descubierto por Singh e Ikehashi (1981).

Para el cultivo del arroz, en general, los fitomejoradores han utilizado la selección recurrente basada en la evaluación de familias $S_{0.2}$ (Rangel y Neves, 1997). El método consiste en evaluar familias $S_{0.2}$, originarias de la selección realizada en plantas fértiles S_0 de una población base y sometidas a dos generaciones de autofecundación. Se evalúan sus descendencias de segunda generación, y las mejores $S_{0.2}$ se seleccionan y constituyen las unidades de selección.

Para obtener un ciclo de selección recurrente con este método se necesitan cuatro cultivos:

- a) Uno para la siembra y selección de plantas S_0 .
- b) Uno para el avance de la generación $S_{0:1}$.
- c) Uno para la evaluación de las $S_{0:2}$ (unidad de selección).
- d) Otro para la recombinación de las mejores unidades de selección.

En el caso de tener sólo la posibilidad de un cultivo al año, y para adelantar el proceso, se puede cultivar la generación $S_{0:1}$ (unidad de recombinación) y hacer la etapa de recombinación fuera de la época normal de cultivo en otros sitios.

Este capítulo presenta los resultados de los estudios realizados para apoyar los programas que trabajan con el mejoramiento poblacional del arroz en lo que se refiere al conocimiento de la respuesta a la selección para rendimiento en condiciones de suelos ácidos y de tres ciclos de recombinaciones, uno antes de la de selección y dos ciclos seguidos después de la selección. Este tipo de trabajo busca ampliar los conocimientos del manejo poblacional que aún es una alternativa nueva y poco estudiada en arroz.

DÓNDE, CÓMO Y QUÉ MATERIALES SE UTILIZARON

Este trabajo se llevó a cabo en la Estación Experimental 'La Libertad' (EELL) de la Corporación Colombiana de

Investigación Agropecuaria (Corpoica) Regional 8, localizada en Villavicencio, departamento del Meta, Colombia, durante el periodo normal de cultivo (primer semestre de 1999 - abril a agosto). El sitio posee suelos de elevada acidez (más del 70% de saturación de aluminio), y es deficiente en elementos como fósforo, potasio, magnesio, calcio, azufre y en algunas ocasiones zinc. La cantidad y la distribución de las precipitaciones es bastante regular y suficiente (promedio sobre los 2000 mm/año) para las exigencias del arroz, durante el período de cultivo (Guimarães *et al.*, 1996).

La población de arroz PCT-4\0\0\0, germoplasma básico para este estudio, se creó para las condiciones de las sabanas de suelos ácidos mediante una labor colaborativa entre los programas internacionales de mejoramiento genético del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia, y del "Centre de coopération internationale en recherche pour le développement" (CIRAD), Montpellier, Francia. La estrategia utilizada para su formación y composición está basada en la población CNA-IRAT A y en siete líneas de arroz de secano, cuya descripción presenta Châtel *et al.* (1997). De la PCT-4\0\0\0, denominada P0 para este trabajo, se obtuvieron tres poblaciones:

una con una recombinación antes del ciclo de selección (P1) y dos con dos ciclos sucesivos de recombinación después de la selección basado en familias $S_{0:2}$ (P2 y P3, respectivamente).

Estas cuatro poblaciones se manejan en la Estación Experimental de Palmira (EEP) del CIAT, entre octubre y marzo de 1998, y se eligieron al azar 44 plantas fértiles S_0 (semillas $S_{0:1}$) como representación de cada una de las cuatro poblaciones (P0, P1, P2 y P3).

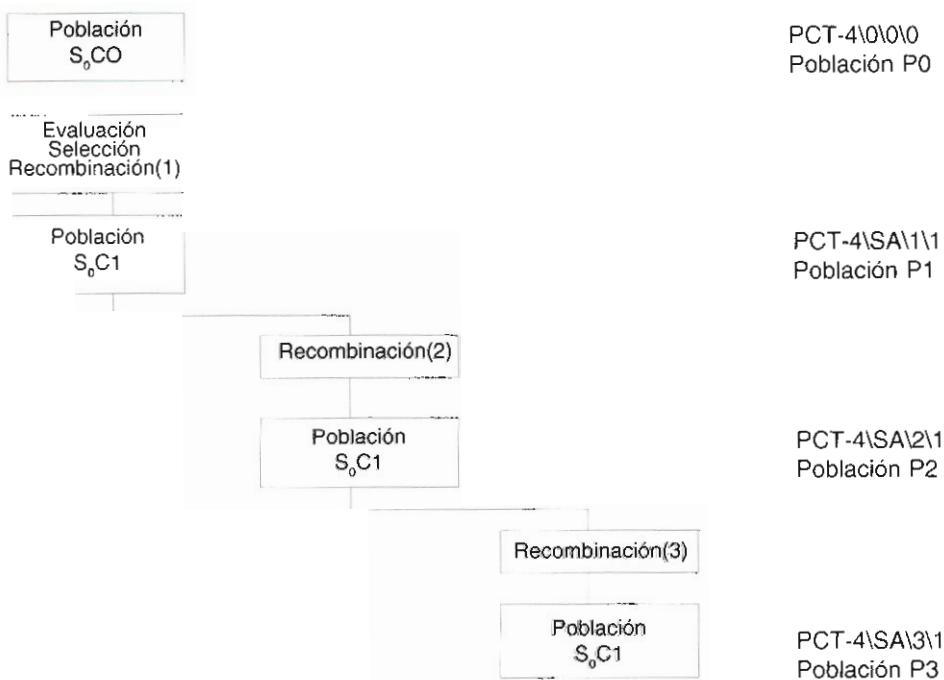
Desafortunadamente, por restricciones en la cantidad de semillas disponible, no fue posible tener el mínimo de 200 plantas como lo recomiendan Geraldi y Souza Jr. (2000), para representar las poblaciones en estudio en su tamaño ideal de muestra.

Las líneas que representaron la P0 se tomaron al azar sacando plantas fértiles de la generación S_0 de la población original. Para representar la P1 también se tomaron plantas S_0 al azar, pero de la población resultante del primer ciclo de selección recurrente para la adaptación de materiales a la acidez del suelo; resistencia a enfermedades, en particular Piricularia y VHB; resistencia a plagas, en especial a *Tagosodes orizicolus* Müir; buena calidad de grano; y precocidad. Las P2 y P3 son originadas de muestras de plantas S_0 de las poblaciones recombinadas utilizando las

plantas androestériles (Figura 1). La semilla $S_{0:1}$ de las 44 plantas S_0 cosechadas dan origen a 44 líneas $S_{0:1}$, de cada población. Para las cuatro poblaciones se sembró un total de 176 líneas más seis testigos, tres tolerantes del grupo *japónica* —J (Oryzica Sabana 6, Oryzica Sabana 10 y CIRAD 409)— y tres susceptibles a la acidez del grupo *índica* —I (CICA 8, CICA 9 y Oryzica Llanos 5)—. Los testigos se repitieron tres veces mientras que las líneas, debido a la poca disponibilidad de semilla (semilla $S_{0:1}$ proveniente de una sola planta S_0) se utilizaron sólo una vez. Cabe mencionar que las líneas $S_{0:1}$ se consideran muestras aleatorias de cada una de las cuatro poblaciones, con la restricción del tamaño poblacional ya mencionado.

La disposición espacial en el campo de la EELL, tanto de testigos como de líneas, fue completamente al azar. Todo el esquema anterior se realizó en cada ambiente o tratamiento caracterizando la acidez del suelo y se constituyó por la aplicación de 300 kg/ha y 3000 kg/ha de cal dolomítica. Cada uno de los dos ambientes estuvo constituido por un área de 627 m² (19x33 metros), donde se ubicaron los 182 genotipos en 194 parcelas (44 líneas x 4 poblaciones más los 6 testigos repetidos tres veces). Cada parcela se conformó con 2 surcos de 5 m de largo, espaciados a 0,26 m y con

Figura 1. Origen de las poblaciones utilizadas en el estudio de comparación de estrategias de mejoramiento.



una densidad de siembra de 6 gramos de semilla por parcela.

Para determinar el efecto de la selección y de los ciclos de recombinación en las poblaciones se evaluaron las siguientes variables:

- Reacción a la acidez (AC) determinada en 40 plantas individuales, marcadas al azar dentro de cada material, a los 48 y 60 días después de la siembra (dds), utilizando la escala del IRRI (1996) con los grados de 1 a 5.
- Altura de plantas (HT) para lo cual se escogieron diez plantas fértiles individuales, se midió la distancia en centímetros, de la base de la

planta al extremo de la panícula más alta.

- Número de días a la floración del 50% de las panículas (FL).
- Rendimiento de grano (RDTO) de toda la parcela.
- Número de tallos por metro cuadrado (TAM) en una muestra colectada en un metro lineal.

Los datos de post cosecha como peso de diez panículas (PPA) se tomaron en una muestra colectada en un metro lineal. El número de granos llenos (GL) y número de granos vacíos (GV), se tomó de una muestra de diez panículas. También se determinó el peso de los mil granos (P1000).

Como el trabajo se desarrolló bajo dos ambientes de acidez, las poblaciones se analizaron en función de su reacción a la acidez, para lo cual se utilizó el χ^2 (chi cuadrado) como prueba de independencia entre las poblaciones. Cabe resaltar que por sus orígenes, todas las poblaciones tienen el mismo patrón de tolerancia a la acidez.

Para las restantes características evaluadas se realizó un análisis de varianza combinado, y cuando la interacción de los materiales con el ambiente fue significativa se realizaron los análisis para cada ambiente por separado. En los casos con significancia, la separación de medias se hizo mediante la prueba de Ryan (1959, 1960), Eniot y Gabriel (1975) y Welsch (1977), denominada en los cuadros de los análisis como REGWQ. Todos estos análisis se hicieron utilizando el paquete SAS (1988) versión 6.12.

El modelo estadístico para el análisis dentro de cada uno de los ambientes se presenta en el Cuadro 1. Se consideraron las siguientes fuentes de variación: *Categoría* como fijo, incluyendo los 'Testigos' y las 'Líneas'; *Población* también como fijo considerando en los testigos los dos grupos 'J' e 'I' y en las líneas o poblaciones las 'P0, P1, P2 y P3'. 'Línea' se tomó como aleatoria. El modelo del análisis

combinando los dos ambientes se presenta en el Cuadro 2.

CÓMO SE DISCUTIERON LOS RESULTADOS

Para facilitar la presentación de los principales resultados obtenidos en este estudio inicialmente los comentarios se concentran en los caracteres que en los análisis de varianza, no interactuaron significativamente con el ambiente. Esto se refiere a aquellos que presentaron la fuente de variación 'ambiente x población (categoría)' no significativo (Cuadro 3). Para estas características es posible realizar la comparación múltiple de promedios (REGWQ) de manera global, juntando los dos ambientes o tratamientos: FL, RDTO, PPA, GL y GV. Como para las demás características esta interacción fue significativa, tuvo que realizarse la REGWQ por separado, considerando cada uno de los dos ambientes o tratamientos de manera individualizada: HT, TAM y P1000.

COMPORTAMIENTO DE LAS POBLACIONES EN SUELOS ÁCIDOS

Los datos obtenidos en las dos fechas de evaluación no presentaron cambios en la reacción a la acidez, por lo tanto para los análisis sólo se consideró la evaluación realizada a los 48 dds. Aunque la prueba

Cuadro 1. Modelo para el análisis de la varianza en cada uno de los dos niveles (300 y 3000 kg/ha) de cal dolomítica (ambientes o tratamientos).

Fuente de Variación ¹	Grado de libertad
1. Categoría	1
2. Población (Categoría)	4
3. Líneas [Población (Categoría)]	176
4. Error Rep {Líneas [Población (Categoría)]}	12
Total	193

1. El término del error para las pruebas de hipótesis sobre los términos 1 y 2 es el 3; para pruebas de hipótesis sobre 3, es el término 4.

Cuadro 2. Modelo del análisis de la varianza combinando los dos niveles (300 y 3000 kg/ha) de cal dolomítica (ambientes o tratamientos).

Fuente de Variación ¹	Grado de libertad
1. Ambiente	1
2. Categoría	1
3. Población (Categoría)	4
4. Líneas [Población (Categoría)]	176
5. Ambiente x Categoría	1
6. Ambiente x Población (Categoría)	4
7. Ambiente x Línea [Población (Categoría)]	176
8. Error Rep {Ambiente x Línea [Población (Categoría)]}	24
Total	387

1. El término del error para las pruebas de hipótesis sobre los términos 2 y 3 es el 4; para pruebas de hipótesis sobre 1, 5 y 6 es el término 7.

Cuadro 3. Nivel de significancia en los análisis de la varianza combinando los dos niveles de cal dolomítica (ambientes o tratamientos).

Fuente de Variación ¹	Característica ²							
	FL	RDTO	PPA	GL	GV	HT	TAM	P1000
1. Ambiente	**	**	**	ns	ns	**	ns	**
2. Categoría	**	**	**	ns	ns	**	ns	**
3. Población (Categoría)	**	**	**	**	**	**	**	**
4. Líneas [Población (Categoría)]	**	**	**	**	**	**	**	**
5. Ambiente x Categoría	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	**
6. Ambiente x Población (Categoría)	ns	ns	ns	ns	ns	**	**	*
7. Ambiente x Línea [Población (Categoría)]	ns	ns	ns	ns	ns	**	ns	ns
C.V. (%)	2,7	15,8	15,4	15,7	11,5	4,0	16,1	3,6

1. El término del error para las pruebas de hipótesis sobre los términos 2 y 3 es el 4; para pruebas de hipótesis sobre 1, 5 y 6 es el término 7.

2. Los valores fueron significativos a 1% de probabilidad; * los valores fueron significativos a 5% de probabilidad; ns los valores no fueron significantes.

Fuente: Adaptado de Ospina (2002).

estadística de chi cuadrado muestra que la distribución de los materiales en las poblaciones presentó variación significativa, las evaluaciones oscilaron entre los valores 1 y 3 de la escala, considerados como grados indicativos de tolerancia a la acidez en las líneas de todas las poblaciones. Por esa razón no se discutirán ni se presentarán estos datos.

Aunque este trabajo busca estudiar el efecto de la selección y de las recombinaciones en las poblaciones derivadas de la PCT-4, como información adicional cabe discutir el comportamiento de las características evaluadas bajo los dos niveles de cal dolomítica (300 y 3000 kg/ha), pues estas poblaciones se desarrollaron bajo condiciones de elevada acidez y se destinan al ecosistema de sabana.

El comportamiento general de las poblaciones que no tuvieron interacción significativa con los dos ambientes o tratamientos de acidez muestra que el promedio de FL fue menor (materiales más precoces) cuando se aplicó 300 kg/ha de cal dolomítica (75,3 vs. 76,1 días). GV también fue menor en ese ambiente (20,9 vs. 22,0 granos vacíos por panícula). El RDTO disminuyó con el aumento de la cantidad de cal dolomítica (2673 vs. 2457 kg/ha), y un comportamiento similar se observó para GL (58,9 vs. 58,0 granos llenos por panícula) y para el PPA (16,7 vs. 16,2). Todos estos valores son estadísticamente diferentes por la prueba de REGWQ (datos no presentados).

Estos resultados permiten concluir que, independientemente de la población de donde se

Cuadro 4. Comportamiento general de las características evaluadas que no presentaron interacción con los dos ambientes de cal dolomítica utilizados en este estudio [interacción 'ambiente x población (categoría)' no significativa].

Característica	Ambiente con cal dolomítica ¹ (kg/ha)	
	300	3000
Número de días a la floración del 50% de las panículas (FL)	<	>
Rendimiento de grano (RDTO)	>	<
Peso de diez panículas (PPA)	>	<
Número de granos llenos (GL)	>	<
Número de granos vacíos (GV)	<	>

1. ">" ambiente donde la característica presentó el mayor valor y "<" ambiente donde la característica presentó el menor valor.

derivaron las líneas, todas presentan un elevado nivel de tolerancia a la acidez, pues los mejores resultados se observaron para el menor nivel de cal dolomítica (Cuadro 4). Estos datos se corroboran respecto a los grados obtenidos en las evaluaciones de acidez (grados entre 1 y 3).

RESPUESTA A LA SELECCIÓN Y A LAS RECOMBINACIONES

La selección realizada en la población original (P_0), y que teóricamente produjo la mejorada con un ciclo de selección recurrente (P_1), enfatizó solamente algunas características agronómicas como la reacción a la acidez, el rendimiento de grano, el número de días a la floración del 50% de las panículas y la altura de plantas. Los demás caracteres cambiaron debido a la presión ejercida para estos primeros, o debido a una evaluación visual basada en la experiencia de los fitomejoradores involucrados en el trabajo de mejoramiento y no en datos.

Número de días a la floración del 50% de las panículas (FL)

Esta variable estuvo bajo presión de selección buscando identificar los materiales más precoces, es decir aquellos alrededor de los 75 días a la floración del 50% de las panículas. En general, esa es

una de las demandas de los programas nacionales para que el arroz de secano pueda competir con otros cultivos dentro de los sistemas de producción (Kluthcouski *et al.*, 1999; Pinheiro *et al.*, 1999).

En el Cuadro 3, en el análisis de varianza combinado, se observó que existen diferencias altamente significativas entre 'ambientes' y entre 'población (categoría)'. En el Cuadro 5, donde se incluyen los datos del análisis utilizando la REGWQ, se observa que los testigos del grupo *indica*, poco adaptados a los suelos ácidos, fueron los que presentaron significativamente mayor promedio del FL con respecto a los demás materiales. A su vez, los testigos del grupo *japónica*, compuesto de variedades adaptadas a las condiciones de acidez, son precoces, aunque estadísticamente un poco más tardíos que todas las cuatro poblaciones desarrolladas en este estudio.

El efecto del ciclo de selección fue estadísticamente significativo y en la dirección deseada, pues redujo el FL de 76,4 días, presentado por la P_0 , a 70,8 días, observado para la P_1 . Por otro lado, dos recombinaciones seguidas después de la selección, permitieron que el ciclo de los materiales se alargase hasta el punto que el progreso alcanzado con la selección desapareciera

después de dos recombinaciones (no hubo diferencias significativas entre P0 y P3).

Estos resultados permiten concluir que para la población PCT-4, un ciclo de selección recurrente fue efectivo en reducir la duración media del ciclo de crecimiento de los materiales. También se concluye que no se debe hacer más de una recombinación entre ciclos de selección, cuando el objetivo es desarrollar poblaciones con concentración de genes para precocidad. Cabe resaltar que esos resultados concuerdan con los de Marín-Garavito (1994), pero difieren de los de los estudios teóricos de Hanson (1959) que recomienda dos o tres ciclos de recombinación cuando se está creando una población.

Cuadro 5. Promedios y sus significancias (REGWQ) para las características número de días a la floración del 50% de las panículas (FL), rendimiento de grano (RDTO), peso de diez panículas (PPA), y número de granos llenos (GL) y vacíos (GV) de las líneas de cada una de las cuatro poblaciones y de los dos grupos de testigos.

Categoría	Población	Característica ²				
		FL (No. días)	RDTO (kg/ha)	PPA (g)	GL (No. granos)	GV (No. granos)
Testigos	TJ	78,5 b	2380,7 bc	21,8 a	79,7 a	13,6 d
	TI	100,1 a	1616,9 d	10,9 c	43,2 c	33,8 a
Líneas	P0	76,4 c	2520,7 bc	17,6 b	60,2 b	22,5 b
	P1	70,8 e	2696,4 ab	16,3 b	56,2 b	22,2 b
	P2	74,3 d	2952,7 a	15,8 b	58,9 b	17,8 c
	P3	75,8 c	2312,3 c	16,2 b	59,1 b	22,6 b

1. TJ, testigos del grupo japonés; TI, testigos del grupo indica; P0, población original; P1, población con un ciclo de selección recurrente; P2, población con dos recombinaciones después de la selección; y P3, población con tres recombinaciones después de la selección.

2. Promedio seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes. Prueba de separación de medias de rango múltiple de Ryan-Eniot-Gabriel-Welsch.

Fuente: Adaptado de Ospina (2002).

Rendimiento de grano (RDTO)

No es necesario enfatizar en la importancia de esa variable en el mejoramiento del arroz, pues es sin duda una de las que más interesa a los agricultores. Además, se está proponiendo el mejoramiento poblacional como una de las alternativas para romper los techos de rendimiento observados en el arroz (Rangel y Neves, 1997).

Similar al resultado observado en el análisis de varianza combinado para la característica FL, se detectaron diferencias altamente significativas entre 'ambiente' y entre 'población (categoría)' (Cuadro 3). Los datos del análisis, utilizando la REGWQ (Cuadro 5) indicaron claramente

la poca adaptación de los testigos del grupo *índica* a los suelos ácidos. Sus rendimientos fueron casi 35% más bajos que los de los testigos del grupo *japónica* y significativamente más bajos que los de todas las cuatro poblaciones.

Una sola selección no introdujo diferencias estadísticas significativas en el RDTO de la población P1, aunque este haya sido 7% superior a la de P0. Sin embargo, la realización de dos recombinaciones inesperadamente incrementó de manera significativa los rendimientos promedios. La P2 fue la de más alto RDTO (2952,7 kg/ha) y las dos recombinaciones después de la selección los redujo al menor nivel (2312,3 kg/ha). Para estos resultados no se encuentra una explicación excepto que el tamaño de la muestra utilizado no haya permitido representar bien las poblaciones y haya influido en los resultados.

Podemos concluir que, contrario al observado para FL, el efecto de la selección en el rendimiento de grano de la población PCT-4 fue diferente y que se presentó un efecto opuesto al pasar de dos a tres recombinaciones (Cuadro 6) no se recomienda, en ese caso, hacer más de una recombinación entre ciclos de selección recurrente para acumular genes favorables para RDTO. Estos datos también son contrarios a los estudios teóricos de Hanson (1959).

Peso de diez panículas (PPA) y número de granos llenos (GL)

El peso y el número de granos llenos por panícula son componentes que directamente afectan el RDTO de los materiales. Como se mencionó, para estas características no se hicieron evaluaciones específicas y no se seleccionó con base en ellas; la selección fue indirecta buscando los materiales de mayor RDTO. Este estudio, sin embargo, buscó cuantificar el efecto indirecto que esa selección produjo en el PPA y en el GL.

Similares a la FL y al RDTO, para las dos características las diferencias fueron altamente significativas para la fuente de variación 'población (categoría)' en el análisis combinado. Siguiendo los datos del RDTO, los testigos del grupo *índica* fueron los de menor PPA y GL. A su vez, los del grupo *japónica* se clasificaron en el otro extremo, significativamente mayores que los pesos presentados por todas las poblaciones (Cuadro 5). Esto indica que existe una gran oportunidad para mejorar los RDTO de las poblaciones a través del incremento del PPA y de los GL.

El ciclo de selección y las dos y tres recombinaciones no produjeron ninguno efecto significativo, positivo o negativo, en las poblaciones (Cuadros 5 y 6). Todos los valores de PPA y de GL observados en las

poblaciones fueron menores que los 21,8 gramos de PPA y los 79,7 GL presentados por los testigos del grupo *japónica* y fueron estadísticamente similares entre ellos. Como la selección no se dirigió específicamente para PPA o GL, estos resultados no son sorpresivos y una vez más muestran que para la PCT-4 los conceptos de Hanson (1959) no están funcionando como muestra la teoría.

Número de granos vacíos (GV)

Esta característica está directamente relacionada con GL y directamente no fue utilizada en la selección. El análisis de varianza combinado no indicó diferencias para la fuente de variación 'población (categoría)'.

En el Cuadro 5 la REGWQ muestra que no hubo diferencias entre poblaciones, excepto para la que tuvo dos ciclos de recombinación (P2), pero que todas difirieron de los dos grupos de testigos.

Los dos grupos de testigos fueron significativamente diferentes. Como se esperaba el grupo *indica* fue el de mayor número de granos vacíos en las diez panículas. La selección y tres recombinaciones no produjeron efecto significativo en las poblaciones, sin embargo, dos recombinaciones (P2) cambiaron el promedio en la dirección deseada. No se tiene justificación para este efecto a no ser que se deba al reducido tamaño de la muestra.

Cuadro 6. Efecto de un ciclo de selección y tres recombinaciones en la población de arroz de secano PCT-4.

Característica	Población ¹		
	Un ciclo de selección (P1)	Dos ciclos de recombinación (P2)	Tres ciclos de recombinación (P3)
Número de días a la floración del 50% de las panículas (FL)	+	-	-
Rendimiento de grano (RDTO)	0	+	-
Peso de diez panículas (PPA)	0	0	0
Número de granos llenos (GL)	0	0	0
Número de granos vacíos (GV)	0	+	0
Altura de plantas (HT)	0	0	+
Número de tallos por metro cuadrado (TAM)	0	0	0
Peso de 1000 granos (P1000)	0	0	0

1. '0' = indica que no hubo efecto significativo; '+' = el efecto fue significativo y en la dirección deseada; '-' = el efecto fue significativo y en la dirección contraria a la deseada.

Para GV en la población PCT-4, se puede concluir que un ciclo de selección recurrente indirecto no redujo el número de granos vacíos y que realizar más que una recombinación entre ciclos de recurrencia no debe aportar ganancias al proceso (Cuadro 6).

Altura de plantas (HT)

La altura de plantas es una de las características más fáciles para la selección visual, y es muy importante para la realización de las prácticas de cosecha y el rendimiento de grano pues está directamente relacionada con el acame de las plantas.

El análisis de varianza combinado indicó que existen

diferencias significativas entre 'ambientes' y para la interacción 'ambiente x población (categoría)' (Cuadro 3). Esto no permite reunir los datos de los dos ambientes y por lo tanto, los análisis utilizando la REGWQ se realizan y presentan por ambiente o tratamiento, como se observa en el Cuadro 7.

Los testigos del grupo *japónica* son significativamente los de menor HT en cada uno de los ambientes. Para los dos casos no hay diferencias significativas entre el grupo de testigos *japónica* y las cuatro poblaciones, excepto para P3 en el ambiente de 3000 kg/ha de cal dolomítica. En el ambiente con menor nivel de cal dolomítica dos y tres

Cuadro 7. Promedios por ambiente y la comparación múltiple de los promedios de la interacción entre ambientes y poblaciones para la variable altura de plantas (HT).

Categoría	Población	Ambiente	R	Ambiente	R
		300 kg/ha cal dolomítica (cm)	E G W Q ²	3000 kg/ha cal dolomítica (cm)	E G W Q
Testigos	TJ	88,8	ab	85,2	a
	TI	72,0	c	68,9	c
Líneas	P0	91,8	a	84,9	ab
	P1	85,8	ab	84,3	ab
	P2	82,2	b	79,8	ab
	P3	81,8	b	78,0	b

1. TJ, testigos del grupo *japónica*; TI, testigos del grupo *índica*; P0, población original; P1, población con un ciclo de selección recurrente; P2, población con dos recombinaciones después de la selección; y P3, población con tres recombinaciones después de la selección.

2. Promedio seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes. Prueba de separación de medias de rango múltiple de Ryan-Eniot-Gabriel-Welsch.

recombinaciones produjeron plantas más bajas que la P0, pero estas no fueron diferentes de la población que sufrió un ciclo de selección (P1). Con 3000 kg/ha no se observaron diferencias entre las poblaciones.

Estos datos permiten concluir que la selección no fue efectiva en reducir la HT, y que tampoco las recombinaciones afectaron significativamente el carácter (Cuadro 6). La razón de la diferencia significativa observada entre P0 y P2 en el ambiente de menos cal dolomítica, debe ser que en ese ambiente fue donde las plantas presentaron las mayores alturas promedias de todos los tratamientos, principalmente para P0 (91,8 cm).

Cuadro 8. Promedios por ambiente y la comparación múltiple de los promedios de la interacción entre ambientes y poblaciones para la variable tallos por metro cuadrado (TAM).

Categoría	Población	Ambiente	R	Ambiente	R
		300 kg/ha cal dolomítica (cm)	E G W Q ²	3000 kg/ha cal dolomía (cm)	E G W Q
Testigos	TJ	57,7	a	66,0	bc
	TI	77,2	b	83,1	a
Líneas	P0	64,1	ab	56,4	c
	P1	67,0	ab	70,2	b
	P2	67,2	ab	68,2	bc
	P3	59,8	b	69,3	c

1. TJ, testigos del grupo *japonica*; TI, testigos del grupo *índica*; P0, población original; P1, población con un ciclo de selección recurrente; P2, población con dos recombinaciones después de la selección; y P3, población con tres recombinaciones después de la selección.
2. Promedio seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes. Prueba de separación de medias de rango múltiple de Ryan-Eniot-Gabriel-Welsch.

Fuente: Adaptado de Ospina (2002).

Número de tallos por metro cuadrado (TAM)

Este carácter es uno de los más importantes para la determinación del RDTO, pero también en este caso la selección fue indirecta. El análisis de varianza combinado detectó diferencias altamente significativas para la interacción 'ambiente x población (categoría)', razón por la cual los datos del Cuadro 8 se presentan por ambientes.

Contrario a la HT, los testigos del grupo *índica* son significativamente los de mayor TAM en los dos ambientes. No hay diferencias significativas entre el grupo de testigos *japónica* y las cuatro poblaciones,

excepto para la P3 en el ambiente de menor nivel de cal dolomítica. Cabe mencionar que las cuatro poblaciones son de origen *japónica*, y que por lo tanto, se esperaba menor capacidad de macollamiento.

Estos resultados permiten concluir que, independiente del ambiente, un ciclo de selección recurrente y dos y tres recombinaciones no afectaron significativamente el TAM para todas las poblaciones derivadas de la PCT-4 (Cuadro 6).

Peso de 1000 granos (P1000)

Esta es otra de las variables importantes en la determinación del RDTO. El análisis de

varianza detectó diferencias significativas para la interacción 'ambiente x población (categoría)', razón por la cual los resultados se presentan para cada uno de los ambientes.

La primera observación que se puede hacer sobre los resultados incluidos en el Cuadro 9 es que no hay diferencias significativas entre las poblaciones dentro de cada uno de los dos niveles de cal dolomítica. Las diferencias se observan cuando se comparan los dos grupos de testigos entre sí y con las cuatro poblaciones. El grupo *índica* posee los menores datos para P1000, debido al pobre llenado de los

Cuadro 9. Promedios por ambiente y comparación múltiple de los promedios de la interacción entre ambientes y poblaciones para la variable peso de los 1000 granos (P1000).

Categoría	Población	Ambiente	R	Ambiente	R
		300 kg/ha cal dolomítica (cm)	E	3000 kg/ha cal dolomítica (cm)	E
		G	W	G	W
Testigos	TJ	28,0	bc	27,0	bc
	TI	26,3	c	25,0	c
Líneas	P0	30,5	a	30,1	a
	P1	30,3	ab	29,8	a
	P2	29,9	ab	29,4	a
	P3	29,1	ab	28,1	ab
		3			

1. TJ, testigos del grupo *japónica*; TI, testigos del grupo *índica*; P0, población original; P1, población con un ciclo de selección recurrente; P2, población con dos recombinaciones después de la selección; y P3, población con tres recombinaciones después de la selección.
2. Promedio seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes. Prueba de separación de medias de rango múltiple de Ryan-Eniot-Gabriel-Welsch.

Fuente: Adaptado de Ospina (2002).

granos ocasionado por la falta de adaptación a los suelos ácidos. Tampoco para esta característica hubo efecto de la selección ni de las recombinaciones (Cuadro 6), es decir, no se recomienda hacer más de una recombinación entre ciclos de selección recurrente cuando se busca incrementar genes favorables para incremento del P1000.

DISCUSIÓN GENERAL Y RECOMENDACIONES

En el Cuadro 6 se presenta un resumen de los efectos de un ciclo de selección y tres recombinaciones en la población de arroz de secano PCT-4.

Los resultados producidos por este trabajo mostraron que las características RDTO, PPA, GL, GV, HT, TAM y P1000 no presentaron cambios en sus comportamientos cuando se sometieron a un sólo ciclo de selección recurrente. Con excepción de RDTO y HT, los resultados para las demás características fueron los esperados, ya que éstas no estuvieron bajo presión directa de selección.

Para RDTO y HT se puede decir que la estrategia utilizada no produjo el efecto buscado, esto es que la selección no fue eficiente y se debe pensar en hacer ajustes en la metodología.

Con respecto a las recombinaciones los efectos fueron variables. Para RDTO y

GV dos recombinaciones produjeron efectos positivos; para FL ocurrió lo contrario.

Tres recombinaciones produjeron efectos negativos en la FL y en el RDTO y positivo en la HT. Como en general no se observó una clara tendencia en la dirección de efectos positivos o negativos para los diferentes caracteres (Cuadro 6) podemos concluir que para esta población no es recomendable hacer más que una recombinación entre ciclos de selección recurrente.

Estas informaciones permiten recomendar a los fitomejoradores que trabajan con la selección recurrente que, a intervalos regulares se realice una evaluación del progreso obtenido para los diferentes caracteres objeto de la selección, ya que para algunos se puede incurrir en equivocaciones al asumir que la metodología está funcionando. Este análisis es la oportunidad para hacer las necesarias correcciones de rumbo en la estrategia.

REFERENCIAS

- Châtel, M. y Guimarães, E. P. 1997. Recurrent selection in rice, using a male-sterile gene. 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.

- Châtel, M.; Guimarães, E. P.; Ospina, Y.; y Borrero, J. 1997. Utilización de acervos genéticos y poblaciones de arroz de secano que segregan para un gene de androesterilidad. En: Guimarães, E. P. (ed.). Selección recurrente en arroz. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali. Colombia. p. 125-138.
- Eniot, I. y Gabriel, L. R. 1975. A study of the powers of several methods of multiple comparisons. Journal of the American Statistical Association 70:351.
- Fehr, W. R. 1987. Principles of cultivar development. Vol. 1: Theory and technique. MacMillan publishing, Nueva York, USA. 536 p.
- Fujimaki, H. 1979. Recurrent selection by using genetic male sterility for rice improvement. JARQ 13:3:153-156.
- Geraldi, I. O. y Souza Jr, C. L. 2000. Muestreo genético para programas de mejoramiento genético. En: Guimarães, E.P. (ed.). Avances en el mejoramiento poblacional en arroz. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali. Colombia. p. 9-19.
- Guimarães, E. P.; Chatel, M.; Ospina R., Y.; Borrero, J. y Huertas P. C. 1996. Mejoramiento de arroz para suelos ácidos. Informe Anual 1994B-1995A . 181 p.
- Hanson, W. D. 1959. The breakup of initial linkage blocks under selection mating systems. Genetics 44:857-868.
- Hull, F. H. 1945. Recurrent selection for specific combining ability in corn. Jour. Amer. Soc. Agron. 37:134-145.
- IRRI. 1996. Standard evaluation system for Rice. 4th Edition. International Rice Research Institute. Los Baños, Philippines. 52 p.
- Kluthcouski, J.; Oliveira, I. P. de; Yokohama, L. P.; Dutra, L. G.; Portes, T. de A.; Silva, A. E. da; Pinheiro, B. da S.; Ferreira, E.; Castro, E. da M. De; Guimarães, C. M.; Gomide, J. De C.; y Balbino, L. C. 1999. Sistema Barreirão: Recuperación/renovación de pasturas degradadas utilizando cultivos anuales. En: Guimarães, E. P.; Sanz, J. I.; Rao, I. M.; Amézquita, M. C.; y Amézquita, E. Sistemas agropastoriles en sabanas tropicales de América Latina. p.195-231.
- Marín-Garavito, J. M. 1994. Efecto del número de ciclos de recombinación en la variabilidad de las poblaciones de arroz (*Oryza sativa* L.). Tesis, Ing. Agr. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias Agropecuarias de Palmira. 50 p.
- Ospina-Rey, Y. 2003. Respuesta a la selección y a ciclos de recombinación en la población de arroz (*Oryza sativa* L.) de secano PCT-4. Tesis, Maestría. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias Agropecuarias de Palmira. 76 p.
- Pinheiro, B. da S.; Konrad, M. L.; y Carmo, M. P. do. 1999. Características morfológicas y fisiológicas relacionadas con el desempeño de arroz de secano asociado a *Brachiaria brizantha*. En: Guimarães, E. P.; Sanz, J. I.; Rao, I. M.; Amézquita, M. C.; y Amézquita, E. Sistemas agropastoriles en sabanas tropicales de América Latina. p. 163-174.

- Rangel, P. H. N. y Neves, P. C. F. 1997. Selección recurrente aplicada al arroz de riego en Brasil. En: Guimarães, E. P. (ed.). Selección recurrente en arroz. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali. Colombia. p. 80-81.
- Ryan, T. A. 1959. Multiple comparisons in psychological research. Psychological Bulletin 56:26-54.
- Ryan, T. A. 1960. Significance test for multiple comparison of proportions, variances, and other statistics. Psychological Bulletin 57:318-328.
- SAS Institute Inc. 1988. SAS/STAT User's Guide, Relase 6.03 Edition. Cary, NC: SAS Institute Inc. 1028 p.
- Singh, R. J. e Ikehashi, H. I. 1981. Monogenic male-sterility in rice: introduction, identification and inheritance. Crop Sci. 21:286-289.
- Welsch, R. E. 1977. Stepwise multiple comparison procedures. Journal of the American Statistical Association 72:359.



FUNDACIÓN PARA LA INVESTIGACIÓN AGRÍCOLA



Centro Internacional de Agricultura Tropical
International Center for Tropical Agriculture



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